Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane.

Von **H. Leitgeb.**

IV. Wachsthumsgeschichte von *Radula complanata.*

(Mit Tafel XI—XIV.)

Die Resultate der in den vorhergehenden Abhandlungen mitgetheilten Studien, betreffend das Wachsthum und die Verzweigung der Stämmchen von *Fontinalis* und *Sphagnum* so wie die Anlage der Fortpflanzungsorgane an denselben, legten die Frage nahe, wie sich in Bezug auf diese Verhältnisse die beblätterten Lebermoose verhielten.

Die diesbezüglichen auf eine grössere Anzahl von Gattungen ausgedehnten Untersuchungen sind nur theilweise vollendet und sollen den Gegenstand einer späteren Publication bilden. Ich beschränke mich für diesmal auf die Darstellung der Wachsthumsgeschichte von *Radula complanata.*

a) Wachsthum des Stämmchens und der Blätter.

Es ist schon durch Hofmeister[1] bekannt, dass bei den Jungermanieen, nicht bloss den dreizeilig beblätterten sondern auch bei denen mit zweizeiliger Blattstellung, die Stengelscheitelzelle von dreiseitig pyramidaler Form ist; ferner, dass die in ihr in spiraliger Folge auftretenden Theilungswände den Seitenflächen parallel sind, dass daher die so gebildeten Segmente in 3 der Axe des Stämmchens parallelen Längsreihen geordnet erscheinen. Hofmeister zeigte weiters, dass bei den dreizeilig beblätterten

[1] Zusätze und Berichtigungen .... in Pringsheim's Jahrbüchern Bd. III, pg. 275.

Lebermoosen jedes Segment ein Blatt producirt; bei den zweizeilig beblätterten aber die Segmente einer Längsreihe (die bei den kriechenden oder niederliegenden Stämmchen dem Substrate zugewendet, also an deren Bauchseite gelegen ist,) keine Blätter entwickeln.

Nach diesem Typus wächst auch *Radula.*

Die Scheitelzelle hat im Allgemeinen die Form einer dreiseitigen Pyramide, und ist so gelegen, dass zwei ihrer Seitenflächen, nach rechts und links liegend an der Rückenfläche des kriechenden Stämmchens zusammenstossen, die dritte — an der Bauchseite des Stämmchens — dem Substrate zugewendet erscheint. Erstere nenne ich die beiden s e i t e n s t ä n d i g e n, letztere die b a u c h s t ä n d i g e S e i t e n w a n d der Scheitelzelle. Der durch die beiden seitenständigen Seitenwände gebildete Kantenwinkel ist bedeutend kleiner als der, den jede dieser mit der bauchständigen Seitenwand bildet, — die Scheitelzelle hat daher im Querschnitte die Form eines gleichschenkeligen Dreieckes mit kürzerer (der bauchständigen Seitenwand entsprechender) Basis. Die beiden Schenkel erscheinen wegen der starken sphärischen Krümmung der seitenständigen Seitenwände als gegen einander concave Bögen; die Basis hingegen, als Durchschnitt der ebenen bauchständigen Seitenwand, als Gerade. Auch die Neigung der Seitenwände gegen die Längsachse des Stämmchens ist ungleich. Die beiden seitenständigen sind bedeutend steiler gestellt, als die bauchständige, welche daher die freie Aussenwand der Scheitelzelle, wegen der starken Krümmung derselben, entfernter von der Spitze und schon an der Bauchseite des Stämmchens trifft. Wenn man eine frei präparirte Vegetationsspitze in der Spitzenansicht betrachtet, so erscheint die Scheitelzelle nur nach zwei Seiten von Seitenwänden begrenzt; an der dritten, der Bauchseite, ist die Begrenzung von der stark gekrümmten freien Aussenwand gebildet (Taf. XI, Fig. 4, 6). Die bauchständige Seitenwand wird erst bei geneigter Lage des Präparates (die Bauchseite etwas nach oben gekehrt) sichtbar, erscheint aber häufig erst in vollständiger Bauchansicht [1] (Taf. XI, Fig. 2, 3, 7, 8, 9).

---

[1] Ich bezeichne als „Bauchansicht" die Ansicht der Bauchseite bei horizontaler Lage der Längsachse der Vegetationsspitze. Dadurch ist auch der Ausdruck „Rückenansicht" erklärt.

Diese eben geschilderte Lage der Seitenwände der Scheitelzelle ist wohl zu beachten, weil sich erst dadurch die eigenthümlichen Ansichten erklären lassen, die sie bei Betrachtung von verschiedenen Seiten gewährt. Der Spitzenansicht wurde schon oben gedacht; aber auch in der Längsansicht hat sie ein wesentlich anderes Ansehen, als wir es etwa bei *Sphagnum* und *Fontinalis* und allgemein an dreiseitig pyramidalen Scheitelzellen zu sehen gewohnt sind. Dort erscheinen nämlich immer zwei Seitenflächen der Scheitelzelle im Längsschnitt, die dritte liegt (mehr oder minder genau) horizontal und wird daher von der Fläche gesehen; — die Scheitelzelle hat daher immer einen dreieckigen Umriss. Bei *Radula* dagegen erscheint, bei Einstellung des Mikroskopes auf die Oberfläche der Bauchseite, die bauchständige Seitenwand im Querschnitte und begrenzt die Scheitelzelle grundwärts. Die seitliche Begrenzung der letzteren wird gebildet durch die bauchsichtigen Stücke ihrer Aussenkanten [1], die wegen der starken Krümmung der Seitenflächen (Taf. XI, Fig. 6; Taf. XII, Fig 1 *C*) sich als nahezu parallele Längswände darstellen. Die Scheitelzelle erscheint daher im Umrisse rechteckig [2]. Auch bei Einstellung des Mikroskopes etwas unter die Oberfläche wird das Bild selbstverständlich nicht wesentlich anders. Aber auch der axile Längsschnitt wird die dreieckige Form der Scheitelzelle nicht hervortreten lassen, weil eben die beiden seitenständigen Seitenwände wegen ihrer oben erwähnten Krümmung schon so schief gelegen erscheinen, dass ihre (optischen) Durchschnitte undeutlich werden. Dies ist auch der Grund, warum letztere in der Rückenansicht (bei Einstellung u n t e r die Oberfläche) nicht sichtbar und die seitlichen Begrenzungslinien der Scheitelzelle erst dann deutlich werden, wenn der optische Längsschnitt durch die bauchständige Längshälfte geht, in welchem Falle aber die

---

[1] Gebildet durch das Zusammenstossen ihrer seitenständigen Seitenflächen mit der Aussenfläche.

[2] Die Bilder gleichen ungefähr denen, die man erhält, wenn man Vegetationsspitzen von *Sphagnum* oder *Fontinalis* bei etwas geneigter Lage der Längsachse betrachtet, so dass nur ein Stück der freien Scheitelfläche gesehen wird; wie es ja auch hier der Fall ist.

Wände in derselben Weise wie in der Bauchansicht in die Erscheinung treten.

Das Convergiren der Seitenflächen nach der Axe des Stämmchens, mit einem Worte, den auf Längsschnitten dreiseitigen Umriss der Scheitelzelle erhält man erst dann, wenn man die Vegetationsspitze so dreht, dass eine der seitenständigen Seitenwände der Scheitelzelle horizontal liegt, also die andere und die bauchständige im Durchschnitt erscheinen. Diese Ansichten sind jedoch sehr schwierig zu erlangen, einmal desshalb, weil es wegen der Undurchsichtigkeit der die Vegetationsspitze dicht einhüllenden Blätter nothwendig ist, dieselbe bis auf höchstens zwei Segmentumlaufe frei zu präpariren, was nur selten gelingt, und weiters, weil sie wegen der starken Neigung der Blatthälften gegen einander nach beiden Seiten hin sehr stark verbreitert ist (Taf. XI, Fig. 4, 6); eine Fixirung in der verlangten Lage daher schwierig zu erreichen ist [1].

Die Theilungen in der Scheitelzelle treten, wie schon erwähnt, in spiraliger Folge auf. Die Segmentspirale ist ebenso häufig rechts- wie linksläufig. Die Theilungswände sind parallel den Seitenflächen der Scheitelzelle. Entsprechend der oben beschriebenen Lage dieser Seitenflächen ist das jüngste bauchständige Segment schon seiner Anlage nach auf der Längsachse des Stämmchens nahezu senkrecht gestellt. Seine freie Aussenfläche wird daher erst in der Bauchansicht sichtbar. Ist es überhaupt das jüngstgebildete Segment, so ist es die Basis für die Scheitelzelle (Taf. XI, Fig. 8), sind jedoch noch jüngere seitenständige Segmente vorhanden, so stehen nebst der Scheitelzelle auch diese auf ihm auf (Taf. XI, Fig. 9). Aus welchem Grunde letztere der Längsachse des

---

[1] Für Erlangung dieser Ansicht ist die Anfertigung von Längsschnitten jedenfalls am einfachsten. Sonst ist auch hier die Freipräparirung der Vegetationsspitze und deren Durchsichtigmachung die für das Studium der Wachsthumsvorgänge geeignetste Präparationsmethode. Nur dadurch, dass man an demselben Präparate verschiedene Ansichten mit einander vergleicht, und den Übergang der einen in die andere studirt, ist es möglich, sich über die gegenseitige Lagerung der Segmente und die in ihnen auftretenden Theilungen vollkommene Klarheit zu verschaffen. Noch sei bemerkt, dass, um die in Alkohol gelegenen Vegetationsspitzen durchsichtig zu machen, ein Minimum von Kali genügt.

Stämmchens nahezu parallel erscheinen, wurde schon oben, wo von der Lage der Seitenflächen der Scheitelzelle (die ja die Hauptwände der jüngsten Segmente sind) die Rede war, ausführlich erörtert.

In Folge der den Seitenflächen der Scheitelzelle parallelen Theilungen sind die Segmente anfangs gegen die Axe des Stämmchens geneigt, und zwar die seitenständigen unter einem viel spitzeren Winkel als die bauchständigen. Später stehen die Segmente, in so weit sie zur Bildung des Stengelgewebes beitragen und nicht zur Blattbildung verwendet werden, auf dessen Längsachse senkrecht. Es trifft dies die bauchständigen Segmente, die keine Blätter produciren, in ihrer ganzen radialen Ausdehnung, die seitenständigen nur in ihren inneren Theilen. Mit dieser Lagenveränderung verschwindet auch das zickzackförmige Ineinandergreifen derselben, und geht in ein ebenes Aneinanderstossen über. Der Grund dieser Lagen- und Gestaltveränderungen wurde bei anderen Gelegenheiten schon zu wiederholten Malen erörtert, und ich verweise, um Weitläufigkeiten zu vermeiden, auf jene Abhandlungen[1]. Ich erwähne hier dieser Erscheinung nur desshalb, weil *Radula* ein ganz ausgezeichnetes Object ist, um auch in der Oberflächenansicht den Übergang der durch das Ineinandergreifen der Segmente gebildeten Zickzacklinie in eine Gerade zu studiren, was bei Wurzeln wegen der die Segmente deckenden Wurzelhaube, bei Laubmoosstämmchen wegen der in allen Segmenten eintretenden Blattbildungen direct nicht beobachtet werden kann, sondern theoretisch erschlossen werden muss.

Da nämlich bei *Radula* die bauchständigen Segmente keine Blätter und auch keine Haare entwickeln, sie auch von den Basen der aus den rechts und links liegenden Segmenten entspringenden Blätter nicht überwachsen werden, so zeigt jede frei präparirte Vegetationsspitze in Bauchansicht die Aussenflächen mehrerer dieser Reihe angehörigen Segmente und zwar wegen ihres höchst geringen Breitenwachsthumes in ihrer ganzen Ausdehnung nach rechts und links. Letzteres ist desshalb von Bedeutung, weil es

---

[1] Nägeli und Leitgeb: Entstehung und Wachsthum der Wurzeln in Nägeli's Beiträgen zur wissenschaftlichen Botanik Heft IV, pag. 98; ferner meine Abhandlung über *Fontinalis* pag. 4.

dadurch möglich ist, ohne Drehung des Objectes die Wachsthumsvorgänge an beiden Seiten des Segmentes (der anodischen und der kathodischen) mit einander zu vergleichen, was wieder desshalb wichtig wird, weil ja an selbe Segmente verschiedenen Alters, und demgemäss auch verschiedener Entwicklungsstadien anstossen[1]. Die Figuren 3, 8, 9 der Taf. XI geben derlei Ansichten, die sich eigentlich von einander nur durch die Lage des jüngsten Segmentes unterscheiden.

In Fig. 8 ist nämlich das bauchständige Segment (VIII) das jüngste, das überhaupt gebildet wurde; in Fig. 9 folgte nach Bildung des letzten bauchständigen Segmentes (VI) noch die Bildung eines jüngeren seitenständigen (VII); in Fig. 3 ist das letzte bauchständige Segment (VI) das drittjüngste. In letzterer Figur sollen nun mit Zuhilfenahme der den Theilungsvorgang schematisirenden Figuren 3 *B*, *C* die Veränderungen geprüft werden, welche die Aussenfläche eines bauchständigen Segmentes erleidet.

Die bauchständigen Segmente zeigen im Allgemeinen rechteckige Form und nahezu gleiche Breite; doch gehen nicht die Seiten des ursprünglichen Rechteckes (oder Trapezes, Fig. 8, Segment VIII) in die des späteren über, sondern es wird ein Theil der das Segment scheitelwärts begrenzenden Wand (der akroskopen Hauptwand des Segmentes) grundwärts umgestülpt und zur Bildung der Seitenwände verwendet. In Fig. 8 erscheint der Durchschnitt der akroskopen Hauptwand des Segmentes VIII als gerade Linie; in Fig. 9 ist die entsprechende Wand des Segmentes VI, in so weit sie an das Segment VII angrenzt, etwas grundwärts geknickt, in Fig. 3, wo die akroskope Hauptwand des Segmentes VI rechts und links an Segmente (VII, VIII) angrenzt, beobachtet man diese Knickung an der kathodischen Seite. Es erscheint nämlich das der Hauptwand *mp* angehörige Stück *op* (vergl. die schem. Fig. 3 *B*) grundwärts geneigt, während das Stück *mn*

---

[1] Es können also, in Bezug auf das Maass des Längenwachsthumes und der dadurch bedingten Gestaltveränderungen, drei Segmente, das ist die Segmente eines ganzen Umlaufes mit einander verglichen werden, während im axilen Längsschnitte und auch in der Oberflächenansicht in allen anderen Fällen immer nur zwei Segmente gleichzeitig zur Vergleichung vorliegen.

noch in der Ebene der Hauptwand liegt. Im Segmente III erscheint nur mehr der mediane, dem Stücke *no* entsprechende Theil *n'o'*, als akroskope Hauptwand, das Stück *o'p'* (dem Stücke *op* des Segmentes VI entsprechend) ist zur Längswand geworden. (In der schematischen Figur ist der Deutlichkeit wegen noch eine minder starke Neigung des Stückes *o'p'* beibehalten.) Auch an der anodischen Seite des Segmentes III ist eine ähnliche Veränderung eingetreten, indem auch hier das Stück *m'n'* (*mn* des Segmentes VI entsprechend) abgebogen wurde. Doch ist dies Stück an dem nach der Natur gezeichneten Objecte (Fig. 3 *A*) noch lange nicht der Längsachse parallel, auch viel kürzer als das an der kathodischen Seite abgebogene Stück *o'p'*. In einem noch älteren Segmente, (dem Segmente *o* der schem. Fig. 3 *B*) werden allerdings die beiderseits abgebogenen Stücke *m''n''* und *o''p''* der Längsachse parallel, aber sie werden, wie es ja auch die Construction ergibt, immer an Länge ungleich, das an der kathodischen Seite gelegene immer bedeutend länger sein, als das der anodischen Seite, und zwar um so viel, als um wie viel das an der kathodischen Seite angrenzende Segment sich weiter grundwärts erstreckt als das an der anodischen Seite gelegene.

Aus diesem Allen ergibt sich:

1. dass die Veränderungen, die ein Segment in Folge des Gesammtwachsthumes erleidet, nicht in seiner ganzen Querausdehnung gleichzeitig stattfinden, sondern dass sie an seiner kathodischen Seite früher beginnen und früher endigen als an seiner anodischen,

2. dass die von der akroskopen Hauptwand eines Segmentes grundwärts umgestülpten Seitentheile ungleiches Wachsthum zeigen und sich daher in verschiedenem Maasse an der Bildung der Seitenwände des erwachsenen Segmentes betheiligen [1].

Das bauchständige Segment nimmt schon seiner Anlage nach weniger als $1/3$ der Peripherie des Querschnittes ein (Taf. XII, Fig. 1 *C*). Aber auch später ist sein Breitenwachsthum höchst

---

[1] In Bezug auf weitere Folgerungen: das stärkere Breitenwachsthum der akroskopen Segmenttheile, das anfänglich stärkere Längenwachsthum der Mitte der Segmente etc. sehe man in Nägeli und Leitgeb l. c. pag. 100.

unbedeutend. An Querschnitten, die um mehrere Segmentumläufe von der Spitze entfernt sind, nimmt es kaum $^1/_5$ der Peripherie ein (Taf. XII, Fig. 1 *D*). Es theilt sich bald nach seiner Anlage durch eine seiner Aussenfläche parallele Wand (Wand *p* in allen Figuren) in eine Innen- und eine Aussenzelle (Taf. XII, Fig. 1 *D*). Erstere zerfällt durch zwei sich sehr rasch folgende Theilungen in zwei an die Aussenzelle angrenzende, und eine dem Centrum des Querschnittes nähere Zelle (Fig. 1 *F*). Damit ist an sehr dünnen Seitensprossen das Breitenwachsthum eines bauchständigen Segmentes vollendet, das daher im Querschnitte nur aus 4 Zellen besteht. An stärkeren Sprossen finden in einer oder mehreren Innenzellen nochmals Theilungen statt (Taf. XII, Fig. 3); eine weitere (radiale oder tangentiale) Längstheilung der Aussenzellen habe ich nie beobachtet.

Auch das Längenwachsthum der bauchständigen Segmente ist anfangs unbedeutend, und wird in der Regel erst im dritten Segmentumlaufe einigermaassen bemerkbar. In Taf. XI, Fig. 8 ist das drittjüngste der bauchständigen Segmente (Segment II) noch wenig länger als das spitzenwärts anliegende (Segment V). In Fig. 3 ist das zweitjüngste (Segment III) schon einmal quergetheilt. Ähnlich ist es in Fig. 9. Wie oft Quertheilungen überhaupt auf einander folgen können, wie viele Zellen also die einem Segmente entsprechende Reihe zusammensetzen, konnte ich genau nicht ermitteln; dies dürfte überhaupt beträchtlichen Schwankungen unterworfen sein.

Die seitenständigen Segmente bilden Blätter. Sie wölben sich, kaum angelegt, wulstförmig hervor und erscheinen sogleich durch eine ihren Hauptwänden schief aufgesetzte Längswand in zwei Hälften getheilt, die dann selbstständig zu den beiden Blatthälften (Ober- und Unterlappen) auswachsen. Die Wand verläuft von der Mitte der Aussenfläche des Segmentes in schwachem Bogen grundwärts und setzt sich an die bauchständige Seitenwand (d. i. ein Stück der Hauptwand eines bauchständigen Segmentes) an[1]. In dem Maasse nun, als die inneren Theile der

---

[1] Ich bemerke nur nebenbei, dass diese Wand vollkommen der Sextantenwand entspricht, wie sie in den Wurzeln der Gefässkryptogamen als erste, im Stamme von *Equisetum* als zweite Theilungswand auftritt.

Segmente horizontal werden, wird auch diese Wand senkrecht auf ihre Fläche gekrümmt werden müssen, und in so weit, als jene zum Aufbaue des Stengelgewebes verwendet werden, auch am Querschnitte des Stämmchens erscheinen. Sie durchsetzt den, dem betreffenden Segmente entsprechenden Kreisausschnitt als eine von der Mitte seines Bogens (der Aussenfläche) schief gegen das bauchständige Segment verlaufende Wand (Wand *h* in allen Figuren), und zerlegt ihn in eine kleinere bauchständige und eine grössere rückenständige Zelle, welch letztere durch eine tangentiale Theilung (Wand *g*) in eine innere und eine äussere (Rinden-) Zelle zerfällt. Ein Querschnitt durch eine Vegetationsspitze, ungefähr in der Höhe des vorletzten Segmentumlaufes geführt, zeigt uns die den eben besprochenen Theilungen entsprechende Zellgruppirung. In der schematischen Figur 5 der Taf. XI ist zur leichteren Orientirung ein solcher Querschnitt dargestellt; zugleich sind aber auch die den beiden seitenständigen Segmenten angehörigen Aussentheile, die sich zu Blättern entwickelt haben, mitgezeichnet: Drei im Centrum zusammentreffende Wände zerlegen den Querschnitt in dreieckige Scheiben, deren jede einem Segmente entspricht. Jede der seitenständigen nimmt nahezu $^2/_5$, die bauchständige nur $^1/_5$ des Querschnittes ein. In jeder der ersteren sieht man die erste Theilungswand des Segmentes (Wand *h*, die dasselbe halbirt und so die Blatthälften anlegt) als Tangentialwand; in der rückenständigen Zelle die Wand *g*. Die bauchständige Segmentscheibe ist ebenfalls schon durch eine Tangentialwand (Wand *p*, vergl. pag. 20) zerlegt. Der Querschnitt besteht daher aus 5 peripherischen und 3 centralen Zellen.

Auch die weiteren am Querschnitte sichtbaren Theilungen erfolgen noch ganz regelmässig. Jede der aus den seitenständigen Segmenten gebildeten Rinden- (Aussen-) Zellen theilt sich einmal durch eine Radialwand (während die dem bauchständigen Segmente entsprechende ungetheilt bleibt, pag. 20), die Zahl der Aussen- (Rinden-) Zellen steigt so auf 9; jede der seitenständigen centralen Zellen zerfällt durch Kreuztheilung in 4, die bauchständige in 3 Zellen. Der ganze Querschnitt zeigt nun 11 centrale und

---

Nägeli und Leitgeb l. c. pag. 79; Reess, Entwicklungsgeschichte der Stammspitze von *Equisetum* in Pringsheim's Jahrbüchern Bd. VI, pag. 215.

9 peripherische, im Ganzen 20 Zellen, womit an den dünnsten Seitenästen das Dickenwachsthum auch vollendet ist. An der Hauptaxe und den stärkeren Seitenzweigen treten jedoch in den Aussenzellen noch hie und da radiale Wände auf; auch die eine oder andere der axilen Zellen theilt sich nochmals, doch scheint weder in Bezug auf den Ort noch auf die Zahl der weiteren Theilungen eine strenge Gesetzmässigkeit zu herrschen.

Die eben besprochenen Theilungsvorgänge sind an frei präparirten und durchsichtig gemachten Vegetationsspitzen unschwer zu constatiren. Die Halbirung der Segmente tritt schon sehr früh ein, und mindestens eines der die Scheitelzelle seitlich begrenzenden Segmente zeigt die diesbezügliche Halbirungswand (Wand *h* in Taf. XI, Fig. 4, 6). In Taf. XII, Fig. 1 ist eine Vegetationsspitze in Längs- und Spitzenansicht bei verschiedenen Einstellungen gezeichnet. Fig. 1 *D* zeigt den optischen Querschnitt, der durch den Grund des Segmentes V geht. In diesem Segmente finden wir als die einzige sichtbare Theilung die Halbirungswand des Segmentes (Wand *h*) vorhanden; im rechts gelegenen Segmente IV beobachtet man als zweite Theilung auch schon die Tangentialwand *g*, wodurch eben die zweite Rinden- (Aussen-) Zelle abgeschnitten wurde. Fig. 1 *F* zeigt einen noch weiter grundwärts liegenden, durch den Grund des Segmentes III gehenden Querschnitt. Jede der 4 Rindenzellen hat sich einmal radial getheilt; die seitenständigen centralen (Innen-) Zellen zeigen Kreuztheilung, die bauchständige, die oben besprochene Dreitheilung. Die in den Figuren 2—6 dargestellten Entwicklungszustände werden bei Vergleichung mit der eben besprochenen und der schematischen Figur 3 *B* leicht analysirt werden können.

Wir haben nun auch das weitere Wachsthum des äusseren Segmenttheiles nach der Entstehung der ersten Theilungswand *h*, welches zur Bildung des Blattes führt, zu besprechen. Es wurde schon oben erwähnt, dass mit dem Auftreten der ersten Theilung (Wand *h*), welche das Segment in zwei Längshälften zerlegt, auch schon die beiden Blatthälften angelegt erscheinen. Unmittelbar nach der Anlage dieser Wand nämlich zeigt jede Segmenthälfte ein selbstständiges Wachsthum der freien Aussenwand, welches zunächst der Mediane jeder Hälfte am stärksten ist, und sich dadurch kundgibt, dass kuppenförmige

Hervorragungen gebildet werden, welche zu den beiden Blatthälften auswachsen. Bevor ich aber die weitere Entwicklung derselben beschreibe, will ich zwei leicht zu constatirende Thatsachen hervorheben.

Wenn man den Vegetationsscheitel in Spitzenansicht betrachtet, so beobachtet man an einem oder an beiden Segmenten des zweiten Umlaufes [1], dass, während ihre Seitentheile mit den spitzenwärts und in derselben Längsreihe liegenden Segmenten in inniger Verbindung stehen, diese Verbindung zunächst ihrer Mediane und an der Stelle, wo die erste Halbirungswand (h) des Segmentes die akroskope Hauptwand trifft, nicht mehr vorhanden ist. Es erscheint nämlich an dieser Stelle ein dreieckiger, einem Intercellularraume ähnlicher Raum, der sich natürlich von diesem dadurch unterscheidet, dass er spitzenwärts offen ist (Taf. XII, Fig. 1 *C* zwischen Segment V und VII). Auch beobachtet man deutlich an den stark gegen einander convexen Seitenwänden den Effect ihres hier zum Ausdrucke gelangten Abrundungsbestrebens. Auch in der Längsansicht erkennt man öfters diese Stelle ganz deutlich an der auffallend tiefen Einsenkung zwischen zwei übereinanderliegenden Segmenten (Taf. XI, Fig. 3 und 9 am Segmente V). An etwas weiter vorgerückten Entwicklungsstadien sehen wir in Spitzenansicht diese Spalte längs der Hauptwände immer mehr erweitert (Taf. XI, Fig. 4); so dass wir dann öfters Ansichten erhalten, wo ein Segment nur mehr mit seinen Rändern mit den seitlich oder spitzenwärts gelegenen Segmenten zusammenhängt. Dies alles zeigt, dass die Kante, in der sich die basiskope Hauptwand eines Segmentes mit der akroskopen des ihm grundwärts anliegenden schneidet, eine gebogene Linie ist, deren Endpunkte am weitesten spitzenwärts gerückt sind, deren tiefster Punkt hingegen in die Trennungsebene der beiden Segmenthälften fällt. Es folgt daraus, dass wenn nun die freien Aussenflächen der beiden Segmenthälften zu den Blatthälften auswachsen, die Einfügungsebenen der letzteren spitzenwärts geneigt sein müssen.

---

[1] Seltener schon an denen der Scheitelzelle angrenzenden, deren freie Aussenflächen ein selbstständiges Wachsthum und als Folge davon die kuppenförmigen Hervorwölbungen noch nicht erkennen lassen.

Wenn man ferner am Längsschnitte die Längen der akroskopen Hauptwände der Segmente, so weit letztere sich berühren, unter einander vergleicht, so sieht man, dass sie bis auf drei Segmentumläufe hin gleich sind. Dies beobachtet man an Taf. XI. Fig. 3, bei Vergleichung der akroskopen Hauptwände der Segmente VIII, V, II, dann der Segmente VII und IV. (In letzterem geht natürlich die betreffende Wand nur bis *o'*. Vergleiche die schemat. Fig. 3 *B*.) Dies zeigt, dass das Längenwachsthum der Hauptwände in den der Scheitelzelle nächsten Umläufen ganz unbedeutend und mindestens zunächst der Segmentmedianen geradezu Null ist. In letzterem Umstande liegt, wie ich glaube, die Erklärung der früher erwähnten Thatsache, nämlich der Bildung jener in Spitzenansicht zu beobachtenden dreieckigen Spalte an den Medianen der Segmente. Das Unterbleiben des Längenwachsthumes der Hauptwände zunächst ihren Medianen, — die beim Horizontalwerden derselben nothwendiger Weise eintretenden Krümmungen und Knickungen, — das Abrundungsbetreben der selbstständig auswachsenden Aussenflächen, — alle diese Umstände wirken zusammen und erzeugen Spannungen, welche zu einer in der Segmentmediane beginnenden und seit- wie grundwärts fortschreitenden Spaltung der zwei Segmenten gemeinschaftlichen Hauptwand führen. Man könnte einwenden, dass diese dreieckigen Spalten ja einfach durch das kuppenförmige Auswachsen der Segmenthälften zur Anschauung gebracht werden könnten, da ja in Folge desselben und des andauernden Flächenwachsthumes der Scheitelfläche der Endzelle drei gegen einander convexe Flächen zusammenstossen; dass also eine Spaltung der Membran nicht angenommen zu werden brauche. Dagegen sei bemerkt, dass diese Spalte schon zu einer Zeit sichtbar wird, wo die Hervorwölbung der Segmenthälften noch ganz unbedeutend ist; dass sie weiters bei andern Lebermoosen, bei denen die Segmenthälften ebenfalls selbstständig auswachsen (z. B. *Jungermannia bicuspidata*) nicht beobachtet wird, in welchem Falle dann aber ein Längenwachsthum der Hauptwände der Segmente in ganz auffälliger Weise vorhanden ist[1]. Sei dem, wie es wolle, Thatsache ist, dass schon

---

[1] Über einen ähnlichen Vorgang bei *Fontinalis* vergleiche man die oben citirte Abhandlung pag. 21.

beim Beginne des Auswachsens der Segmentaussenflächen zu Blättern, die Einfügungsebenen der beiden Blatthälften unter einen spitzenwärts offenen Winkel aneinander stossen. In der Bildung dieser Spalte liegt, wie wir später sehen werden, der Grund der ganz eigenthümlichen Einfügung der Blätter am erwachsenen Stämmchen.

Die durch das Auswachsen der freien Aussenflächen der Segmenthälften gebildeten kuppenförmigen Hervorwölbungen sind anfangs an Grösse und Dimensionen ziemlich gleich (Taf. XIII, Fig. 10 *B, C*); bald jedoch spitzt sich die der bauchständigen Hälfte papillenförmig zu, und erscheint etwas länger als die breit gebliebene rückenständige (Taf. XIII, Fig. 1 *B*). Nun beginnen auch die weiteren Theilungen. Die erste Wand jeder Hälfte verläuft vom Seitenrande unter spitzen Winkeln gegen die Trennungswand beider Hälften (gegen die Halbirungswand *h*), und setzt sich an dieser, ungefähr in gleicher Höhe wie die entsprechende Wand der anderen Segmenthälfte an (Taf. XIII, Fig. 1 *B*, Wände 1)[1]. Die nächsten Wände sind nach der entgegengesetzten Seite geneigt, und verlaufen von den aneinanderstossenden Seitenrändern beider Hälften gegen die Mitte der früher gebildeten Wand. Diesen folgen wieder entgegengesetzt geneigte, die sich zwar wieder an die Wände 2 (Taf. XIII, Fig. 1—9, Wände 3) ansetzen, aber auf der Längslinie des Blattes fast senkrecht stehen. Es wächst also im Allgemeinen jede Blatthälfte bis zu diesem Zeitpunkte, so wie es für die Blätter der Laubmoose bekannt ist, mit zweischneidiger Scheitelzelle. Nun tritt aber ein anderer Theilungsmodus ein. In der bauchständigen Hälfte (dem Unterlappen nämlich) wird durch eine Querwand (Wand 4 in denselben Figuren) die unterdessen bedeutend vergrösserte spitzenständige Papille abgeschnitten, deren Wachsthum damit beendet ist[2]. Die

---

[1] Diese Wände werden wegen ihrer starken Neigung, bei horizontaler Lage der Längsachse der Vegetationsspitze, nur undeutlich gesehen, treten jedoch vollkommen scharf hervor, wenn man die Vegetationsspitze so stellt, dass ihr Scheitel etwas nach abwärts gerichtet ist.

[2] Das constante Vorkommen dieser Papille wurde schon von Gottsche (Über *Haplomitrium Hoockeri.* N. A. A. C. L. Vol. XX, pag. 276) betont, und später auch von Hofmeister (Vergl. Unters. pag. 33) beschrieben.

unter ihr gelegene Zelle dagegen theilt sich noch mehrmals theils nach dem früheren Theilungsmodus durch entgegengesetzte und geneigte Wände (Fig. 4), oder es wird diese Theilungsweise durch Bildung von Querwänden unterbrochen (Fig. 7). In jedem Falle hört aber die Theilung an dieser Stelle bald auf, während sie am Grunde des Blattes noch lange fortdauert. Auch beginnt der der rückenständigen Blatthälfte (dem Oberlappen) zugekehrte Rand sehr rasch zu wachsen, wodurch die ihrer Anlage nach spitzenständige Papille immer mehr zur Seite gerückt wird, und endlich, wenn diese Blatthälfte ausgewachsen ist, und nahezu quadratische Form angenommen hat, an die freie spitzenwärtsschauende Ecke zu stehen kommt[1] (Taf. 1, Fig. 1).

Auch in der rückenständigen Blatthälfte (dem Oberlappen) hört mit der dritten Wand die Regelmässigkeit der Zelltheilung auf. Es wäre zwar möglich, dass hie und da auch nach der dritten Theilung sich die zweischneidige Scheitelzelle noch längere Zeit in der früheren Weise durch entgegengesetzt geneigte Wände weiter theilt; wenigstens beobachtete ich öfters junge Blätter, wo dies der Fall zu sein schien, und ältere, welche die Annahme einer weiteren Theilung durch schiefe Wände nicht ausschlossen (Taf. XIII, Fig. 5, 6). Gewiss ist es jedoch, dass in den häufigsten Fällen auch in dieser Hälfte als vierte Theilungswand eine Querwand auftritt, wozu durch die oben erwähnte Lage der dritten Theilungswand ohnedies schon die Vorbereitung getroffen war. Wir sehen diese Quertheilung in Taf. XIII, Fig. 1 *B*, 2, aber auch in Fig. 3, 6, 7, 8, 9 dürfte die vierte Theilungswand als Querwand aufgetreten sein. Die weiteren Theilungen der Endzelle erfolgen nun wieder durch schiefe Wände; doch verliert die Scheitelzelle immer mehr und mehr ihre Bedeutung, indem einmal die Richtung der Theilungen beliebig wechselt, sie aber auch dadurch, dass gar bald das Wachsthum des der Schwesterhälfte zugekehrten Blattrandes überwiegt, immer mehr zur Seite gedrängt wird, und später nicht mehr zu erkennen ist. Für einige specielle Fälle geben die Figuren 2, 3, 5, 6, 8, 9 die leicht zu erkennende Theilungs-

---

[1] Auch an anderen Stellen wachsen Randzellen zu Papillen aus. Eine solche steht z. B. sehr häufig an der Stelle, wo der freie Rand des Unterlappens den Stengel berührt.

folge. Die Theilungen am Rande und am Blattgrunde dauern längere Zeit fort; — der ausgewachsene Oberlappen ist von nahezu kreisrunder Form und mindestens viermal grösser als der Unterlappen [1].

Die Flächen beider Blatthälften sind schon in der Knospe sehr stark gegen einander concav gekrümmt. Diese Krümmung finden wir auch an ausgewachsenen Blättern. Sie ist namentlich am Unterlappen sehr bedeutend, so dass das kriechende Pflänzchen das Substrat nur mit dem mittleren Theile der Unterlappen berührt, das Stämmchen selbst aber frei über dem Substrate schwebend erhalten wird [2]. An der Berührungsstelle wachsen zahlreiche Zellen in lange Wurzelhaare aus, die sich mit dem Substrate so innig verweben, dass beim Losreissen der Pflanze ganze Partien davon mit abgehoben werden [3].

Es ist selbstverständlich, dass von den ersten in jeder Segmenthälfte auftretenden Theilwänden, wegen ihres schiefen Verlaufes, am Längsschnitte immer nur die, welche auf der Schnittebene nicht zu schief stehen, gesehen werden können. Die erste Wand, die man an blattbildenden Segmenten, welche im Längsschnitte getroffen wurden, beobachtet, erscheint in Bezug auf die

---

[1] Die Entwicklung der Blätter von *Radula complanata* gibt Hofmeister in anderer Weise an (vergl. Unters. pag. 33). Nach den Abbildungen (Taf. VIII, Fig. 24, 25) scheint es, dass er die Wand 3 sammt dem peripherischen Stück der Wand 2 (vergl. meine Abbildungen in Taf. XIII, Fig. 3) als eine Querwand ansah. In Fig 25 stimmt die Zellfolge des (grösseren) Oberlappens vollkommen mit den von mir gegebenen Abbildungen; der (rechts gelegene) kleinere Lappen scheint jedoch nicht der dazugehörige Unterlappen zu sein, sondern der Oberlappen des nächst jüngeren Blattes, der an der Basis ja auch mit dem Oberlappen des nächst älteren Blattes zusammenhängt. Ich glaube dies aus der Form des Lappens, namentlich aber aus dem Mangel der Spitzenpapille schliessen zu dürfen, die an so weit entwickelten Unterlappen schon vollkommen ausgebildet und immer vorhanden ist.

[2] Es ist dies vielleicht auch der Grund, warum an der bauchständigen Segmentreihe die Haarbildung so ganz unterbleibt, während sie bei anderen kriechenden Lebermoosen gerade hier im vorzüglichen Maasse stattfindet.

[3] Die Randzellen erwachsener Blätter wachsen häufig zu den bekannten Brutknospen aus, deren Anlage und Wachsthum übrigens wenig Bemerkenswerthes zeigt. (Man vergl. Taf. XIII, Fig. 13 und 14.)

Axe des Stämmchens als Längswand, aber so geneigt, dass ihre Verlängerung die verlängerte Stammaxe etwas über der Scheitelzelle trifft (Taf. XI, Fig. 3 im Segmente V, Fig. 8 im Segmente VI, Fig. 9 im Segmente V). In der Regel ist sie so gelegen, dass sie vom Segmente genau den Theil abschneidet, der zwischen den grund- und spitzenwärts anliegenden Segmenten frei hervorragt. Sie grenzt dabei fast immer an die freie Aussenwand des Segmentes; in seltenen Fällen trifft sie spitzenwärts die Wand des Segmentes an einer Stelle, die noch von dem anliegenden Segmente gedeckt wird (Taf. XII, Fig. 1 *B* im Segmente V, Fig. 6 *B*, Taf. XIII, Fig. 1 *A*). In älteren im Längsschnitte getroffenen Segmenten stösst sie jedoch ausnahmslos grund- wie spitzenwärts an die freie Aussenfläche, und schliesst die einschichtige Blattfläche gegen das Stengelgewebe hin ab (Wand *c* in allen Figuren). Doch hat diese Wand in jeder Segmenthälfte nicht etwa einen queren Verlauf, ist also nicht, wie man meinen könnte, auf der Mediane des Blattes senkrecht, sondern verläuft schief grundwärts gegen dieselbe. Davon überzeugt man sich bei wechselnder Einstellung, vorzüglich aber, wenn man eine Vegetationsspitze unter gleichzeitiger Fixirung dieser Wand langsam dreht; man überzeugt sich, dass diese Wand eben die erste schiefe Theilungswand jeder Blatthälfte ist, die ich schon früher bei Betrachtung des Blattwachsthumes erwähnt und in den Fig. 1—9 der Taf. XIII mit Wand 1 bezeichnet habe. Sie trifft den Seitenrand des Segmentes an einer Stelle, wo dieser noch mit den übrigen Segmenten in Verbindung steht, und indem sie nun schief gegen die Blattmediane und grundwärts verläuft, trifft sie das Segment an Stellen, die schon frei liegen (vergl. das oben über die schiefe Einfügung der Blatthälften Gesagte pag. 25). Da nun diese Wände gewissermassen die Basen der Blatthälften, d. i. deren Einfügungsebenen darstellen, so folgt daraus, dass diese am Stämmchen gegen einander und grundwärts geneigt verlaufen. Es wird durch diese Wände andererseits auch der das Stengelgewebe bildende Theil des Segmentes von dem zur freien Blattfläche auswachsenden abgeschnitten. Sie begrenzen also die Rindenzellen gegen die freie Blattfläche hin.

Es wird nicht überflüssig sein, nochmals die Zusammensetzung des zum Aufbaue des Stämmchens verwendeten Segmenttheiles zu

überblicken. Er besteht um diese Zeit aus einem durch die Wände *h* und *g* begrenzten inneren Theile [1] (Taf. XII, Fig. 1 *D* und pag. 21) und aus dem Rindentheile [2], der durch den hier radial verlaufenden Theil der ersten Halbirungswand *h* in zwei Zellen zerlegt erscheint, die nach den Blattflächen hin eben durch die ersten schiefen Wände der Segmenthälften in zwei Zellen getheilt wurden. Diese Rindenzellen sind, dem Verlaufe der eben besprochenen schiefen Wände entsprechend an den Seitenrändern höher, als an der Stelle, wo sie zusammenstossen. Jede derselben zerfällt nun durch eine sich in der Mitte jeder der schiefen Wände ansetzende und quer nach innen verlaufende Wand (Wand *t* in Taf. XII, Fig. 1 *B* und in allen übrigen Längsansichten), in eine akroskope und eine basiskope Rindenzelle [3], die nun, wie schon pag. 22 erwähnt wurde, durch radiale Längswände getheilt werden (vergl. Taf. XII, Fig. 1 *F*, Fig. 3 *B*).

Der Rindentheil des Segmentes besteht also um diese Zeit aus einem bauchständigen und einem rückenständigen Theil (entsprechend der bauch- und rückenständigen Segmenthälfte); jeder dieser aus zwei vertical übereinander liegenden Zelllagen (der akroskopen und basiskopen Rindentheile der beiden Hälften); jede dieser Zelllagen aus einer medianen und einer seitenständigen Zelle.

Die basiskopen Rindenzellen zerfallen nun durch eine Horizontalwand (Wand *v* in Taf. XII, Fig. 1 *B*, Taf. XI, Fig. 3 *A*, 8, 9, 10), die sich ungefähr in der Mitte der Wand *t* ansetzt, und gegen die freie Aussenfläche verläuft, abermals in je zwei Zellen: kleinere, etwas höher liegende nach innen keilförmig zugeschärfte und grössere, tiefer gelegene, gewissermassen die Basis des Rindentheils bildende Zellen. Damit ist nun die Zahl der Zellentheilungen im Rindentheil des Segmentes in so weit abgeschlossen, als sie für die Anlage anderer Organe wichtig werden.

Entsprechend der ersten Horizontaltheilung im Rindentheil des Segmentes (Wand *t*) tritt auch in den Zellen des inneren

---

[1] Er entspricht bei *Fontinalis* und *Sphagnum* dem durch die Blattwand abgeschnittenen „Stengeltheil des Segmentes".

[2] Bei *Fontinalis* dem „Blattheile des Segmentes".

[3] Dem „akroskopen und basiskopen Blattheile" in den Segmenten von *Fontinalis* entsprechend.

(Stengel-) Theiles eine Quertheilung ein, die sich noch mehrere Male wiederholt, wenn die Längsstreckung des Segmentes, die ungefähr im vierten Segmentumlaufe beginnt, stattfindet. Im peripherischen Theil des Segmentes trifft die Streckung natürlich nur den durch die ersten schiefen Wände stengelwärts abgeschnittenen Segmenttheil. Dabei betheiligt sich aber fast ausschliesslich nur der akroskope Rindentheil (die durch die Wände t grundwärts begrenzte Zellreihe, Taf. XII, Fig. 1 B).

Es ist nun sehr wichtig, das Verhalten der Blattbasen bei der Längsstreckung genau zu beachten:

Betrachten wir zu dem Ende die schematische Fig. 12 in Taf. XIII. $abcd$ ist die Aussenfläche eines Segmentes vor der Streckung; $agbfhe$ ist die Einfügungsebene der beiden Blatthälften; gh der Durchschnitt der Berührungsebene derselben; die von den Linien $a\ g\ b$ und $a\ b$ begrenzte Fläche ist jenes Stück der akroskopen Hauptwand, welches durch die zunächst der Segmentmediane sich bildende Spalte (vergl. pag. 24) von der Deckung durch das scheitelwärts liegende Segment frei geworden war. Es entspricht das hier schematisirte Stadium ungefähr dem des Segmentes IV in Taf. XII, Fig. 1 B, das wir uns von aussen und von der Fläche betrachtet denken müssen. Die Fläche $a\ g\ b\ a$ entspricht dann den freien Aussenflächen der durch die Wand t grundwärts begrenzten akroskopen Rindenzellen. Man sieht daraus, dass die als Einfügungsebenen der beiden Blatthälften bezeichneten Stücke $a\ g\ h\ e$ und $b\ g\ h\ f$ vollkommen mit den ersten in jeder Segmenthälfte auftretenden schiefen Wänden, die in der Flächenansicht der Blätter (Taf. XIII, Fig. 1—9) mit 1, auf allen Längsschnitten aber mit c bezeichnet sind, zusammenfallen. Es entspricht daher die Linie $n\,m$ dem Durchschnitte der Fläche $a\ g\ b\ a$; die Linie $m\ o$ $(=c)$ dem Durchschnitte der Fläche $a\ g\ b\ f\ h\ e$; die Linie $o\ p$ dem Durchschnitte der Fläche $c\ h\ f\ d\ c$. Nehmen wir nun an, das Segment sei nach erfolgter Streckung bis $a'\ b'$ spitzenwärts vorgerückt, und weiter, dass diese Streckung ausschliesslich den akroskopen Theil des Segmentes trifft (welcher oberhalb der durch die tiefsten Punkte der Einfügungsebene geführten Horizontalen $x\ y$ gelegen ist), also das Stück $a\ b\ x\ y$, so können wir nun leicht die Veränderungen prüfen, welche die betreffenden Theile der Segmentaussenfläche erlitten haben. Was

zuerst die Einfügungsebene der Blätter *a g b f h e* betrifft, so ist selbstverständlich, dass sie, da sie die Basis der einschichtigen Blattfläche darstellt, sich bei der durch die Streckung des Segmentes nothwendigen Vergrösserung der Segmentaussenfläche nur in dem Maasse wird betheiligen können, als dies durch das Flächenwachsthum des Blattes möglich ist, also in dem Maasse, als der Segmentstreckung durch das Wachsthum der beiden Blattränder Genüge geleistet wird. Die Einfügungsebene kann sich wohl in der Richtung *g b* und *g a* verlängern, nicht aber in der darauf senkrechten Richtung in die Breite wachsen. Leisten wir nun dieser Bedingung Genüge durch Ziehung der punktirten Linien nach *a′ b′ e′ f′*, wobei die Punkte *h* und *g* ihren Ort nicht verändern (ersterer, weil das Flächenstück unter ihm kein Längenwachsthum zeigt, letzterer, weil der Blattgrund nicht in die Dicke wächst), so sehen wir, dass bei Bildung der vergrösserten Aussenfläche in überwiegendem Masse das Flächenstück *a b g a*, welches in das Stück *a′b′ g a′* überging, betheiligt ist. Wenden wir das eben Gesagte auf die Fig. 1 *B* der Taf. XII an, so sehen wir, dass das dem Durchschnitte der Fläche *a g b a* entsprechende Stück *n m* grundwärts gestülpt und in dem Maasse, als sich das Segment streckt, länger werden muss. Wir sehen auch in der That im Segmente II das entsprechende Stück schon länger, in noch höherem Maasse in Taf. XI, Fig. 10 *A*, wo es im untersten Segmente spitzenwärts schon bis *x* reicht. Als Folge dieses Wachsthumes werden also die Blattränder immer weiter am Stämmchen hinaufgezogen, der Grund der Blattmitte immer tiefer hinabgerückt erscheinen; die Einfügungsebenen der Blatthälften werden immer mehr im Sinne der Längsachse des Stämmchens gestellt und endlich dieser und unter sich nahezu parallel an der Oberfläche des Stämmchens verlaufen.

Ich habe bei dieser Deduction die basiskope Hälfte des Segmentes als am Längenwachsthume gar nicht betheiligt angenommen. In Wirklichkeit ist dies nicht der Fall; immerhin ist ihr Längenwachsthum aber ganz unbedeutend, nimmt bei Bildung der Interfoliartheile des Stämmchens keinen bestimmenden Einfluss, und kann daher füglich ausser Betrachtung bleiben.

Aus dem Vorstehenden ergibt sich, dass die Lage der Einfügungsebenen der Blatthälften gegen einander bedingt ist:

1. durch die schon der Anlage nach schiefe Einfügung der Blatthälften,

2. durch das überwiegende Längenwachsthum des akroskopen Segmenttheiles gegenüber dem basiskopen.

Es ist interessant, diese Verhältnisse mit den an *Fontinalis* zu beobachtenden zu vergleichen. Auch dort, wie überhaupt bei allen Moosen wächst das Segment in seiner ganzen Breite zum Blatte aus. Hier wie dort zerfällt der Rindentheil des Segmentes in ein akroskopes und ein basiskopes Basilarstück; der Unterschied besteht eben nur darin, dass bei *Fontinalis* die Einfügungsebene des Blattes ganz im akroskopen Rindentheile (Blatttheile) liegt, während sie bei *Radula* theilweise auch an den basiskopen Theil angrenzt [1].

Bei *Fontinalis* betheiligt sich bei der Segmentstreckung der basiskope Basilartheil sammt dem unterhalb der Einfügungsebene des Blattes gelegenen Stücke des akroskopen; die Einfügungsebene des Blattes steht daher am erwachsenen Stämmchen am akroskopen Aussenrande des Segmentes; das ganze Gewebe von der Einfügungsebene eines Blattes an, bis zu dem vertical darunter stehenden Blatte gehört demselben Segmente an. Bei *Radula* dagegen trifft die Längsstreckung den akroskopen Rindentheil; die Einfügungsebene des Blattes wird dadurch an den basiskopen Aussenrand des Segmentes hinabgerückt:

Bei *Fontinalis* (und *Sphagnum*) erstreckt sich ein Segment von der Einfügungsebene eines Blattes bis zum vertical grundwärts, bei *Radula* bis zum vertical spitzenwärts stehenden Blatte. Diese Verschiedenheit in der Lage der Einfügungsebene der Blätter am Segmente ist vorzüglich dadurch bedingt, dass sich bei *Fontinalis* an der Längsstreckung der basiskope, bei *Radula* der akroskope Segmenttheil in überwiegen-

---

[1] Der Grund liegt darin, dass bei *Fontinalis* die Bildung der ersten Querwand, das ist die Scheidung des Rindentheiles in ein akroskopes und ein basiskopes Stück dem Auftreten der die freie Blattfläche stengelwärts begrenzenden Wand vorausgeht, bei *Radula* nachfolgt, und hier wegen ihres Ansatzes an letztere die frühere Entstehung dieser voraussetzt.

dem Maasse betheiligt. (Man vergl. auch pag. 38 u. Taf. XIII, Fig. 11 sammt Erklärung.)

b) Verzweigung.

Die Stämmchen von *Radula* zeigen eine sehr reiche Verzweigung. Sämmtliche Zweige liegen in einer Ebene und gehen, so wie der (relative) Hauptspross am Substrate kriechend, von diesem nach rechts und links ab. Dabei wechseln die Verzweigungen in ziemlich regelmässiger Weise nach beiden Seiten, so dass in der Regel der dritte Seitenspross wieder über dem ersten steht. Doch findet man auch öfters zwei oder drei spitzenwärts aufeinanderfolgende Zweige nach derselben Seite gerichtet.

Auch die Ursprungsstellen der Seitensprosse liegen in derselben Ebene [1], und zwar am Grunde der durch die starke Neigung der beiden Blatthälften gegeneinander gebildeten Rückenkante, erscheinen dabei aber mehr nach der Bauchseite hin und unter den Unterlappen des Blattes gerückt (Taf. XI, Fig. 1). In der Regel steht an jedem dritten Blatte ein Spross, so dass immer auf ein Blatt, an dessen Grunde ein Spross vorhanden ist, zwei sprossfreie folgen. Wird diese Vertheilung der Sprosse auf längere Strecken hin eingehalten, so sehen wir die Verzweigungen abwechselnd nach rechts und links gestellt. Doch finden wir öfters auch erst am fünften Blatte, in anderen Fällen schon am dritten, in einigen wiewohl selteneren sogar an zwei unmittelbar aufeinanderfolgenden Blättern Sprosse angelegt. Es erhellt daraus, dass Zellen, mit der Fähigkeit, Sprosse zu bilden, am Grunde jedes Blattes vorhanden sein müssen, und es frägt sich nur, ob diese Fähigkeit nur gewissen Zellen zukomme und wenn dies der Fall, welche Zellen der Segment-Aussenfläche sie besitzen; mit einem Worte, es handelt sich darum, den morphologischen Ort der Entstehung der Sprosse zu bestimmen.

Die jüngsten Sprossanlagen werden erst im dritten Segmentumlaufe von der Scheitelzelle grundwärts in Form halb-

---

[1] Bei mehreren *Jungermannia*-Arten, wo die Zweige ebenfalls nach rechts und links abgehen, entspringen sie jedoch sämmtlich an der Bauchseite des kriechenden Stämmchens.

kugelig gewölbter Zellen beobachtet. Sie gehören dem basiskopen Rindentheile der bauchständigen Hälfte eines blattbildenden Segmentes an, und zwar ist es immer die median gelegene jener zwei keilförmigen Zellen, welche durch die Quertheilung des basiskopen Rindentheiles der Segmenthälfte gebildet werden. (Vergl. pag. 29.) Diese Zelle also, welche an jedem Segmente vorkommt, und durch eine ganz bestimmte Folge von Theilungen gebildet wird, ist die Astmutterzelle. Ein Blick auf Taf. XII, Fig. 1 *B* genügt, um die am Grunde des Segmentes (und Blattes) III befindliche Sprossanlage als aus der besagten Zelle entstanden zu erklären, namentlich bei Vergleichung mit dem im Segmente IV zu beobachtenden Entwicklungszustande. Noch deutlicher sehen wir dies in Taf. XII, Fig. 6 *B*. Dass die Astmutterzelle in der That der bauchständigen Hälfte des Segmentes angehört, erkennen wir bei Vergleichung der Queransichten der oben im Längsschnitte betrachteten Präparate. In Fig. 1 *F* ist das in Fig. 1 *B* im Längsschnitte dargestellte Präparat in Queransicht gezeichnet. (Man vergleiche die Erklärung der Figur.) Wir erkennen namentlich bei Vergleichung mit Fig. 1 *D*, die einen etwas weiter spitzenwärts liegenden optischen Querschnitt darstellt, vollkommen deutlich die Halbirungswand des Segmentes, die beiden Rindenzellen jeder Hälfte und die ausgewachsene mediane Rindenzelle der bauchständigen Hälfte. In Fig. 6 *A* ist die Queransicht des in Fig. 6 *B* in Längsansicht gezeichneten Präparates dargestellt. Auch hier ist die Abstammung der Sprossmutterzelle nicht zweifelhaft. Dasselbe ist der Fall an der Fig. 3 *A*, namentlich bei Vergleichung mit der schematischen Figur 3 *B*.

In der schon früher betrachteten Fig. 6 *B* sehen wir in dem ältesten der rechts gelegenen Segmente an der der Sprossmutterzelle entsprechenden Zelle eine sehr stark convexe Aussenwand, stärker convex, als wir es sonst an Segmenten, die denselben Entwicklungszustand zeigen (Segment IV in Fig. 1 *B*, Segment IV und II in Fig 9 der Taf. XI) zu sehen gewohnt sind. Es ist also wahrscheinlich, dass wir es hier mit einem noch jüngeren Stadium einer Sprossanlage zu thun haben. Auch in dem dazu gehörigen, in Fig. 6 *A* dargestellten Querschnitte sehen wir die betreffende Zelle auffallend vergrössert. Etwas ähnliches finden wir in Fig. 5. Es dürften dies wohl die jüngsten Stadien sein, die über-

haupt noch zu beobachten sind, und man ist vollkommen berechtigt, den Ast erst dann als angelegt zu betrachten, wenn man an diesen Zellen eine Vergrösserung bemerkt, und ich halte es sogar für ungerechtfertigt, die Astanlage etwa in den Zeitpunkt der Bildung dieser Zelle zurückzuverlegen. Diese Zelle wird ganz normal an jedem Segmente gebildet; ihre Bildung ist von gewissen Wachsthumsvorgängen im Segmente abhängig, und wir sind im Stande, nach den regelmässig aufeinanderfolgenden Theilwänden und nach der genau bestimmten Richtung derselben auch ungefähr die Richtungen des stärksten Wachsthumes für jedes Altersstadium des Segmentes anzugeben. Die morphologisch so genau bestimmte Zelle kann zur Astmutterzelle werden, es kann sich in ihr eine neue Wachsthumsrichtung ausbilden; sie kann jedoch auch einfach eine Gewebszelle bleiben, wenn eben die uns unbekannten physiologischen Bedingungen, welche die Astbildung voraussetzt, nicht vorhanden sind. Es ist gewiss richtig, dass an den Zellen gewisse moleculare Veränderungen früher eintreten müssen, bevor noch die Veränderung ihrer Form oder ihres Volumes in die Erscheinung tritt; es ist also gewiss möglich, dass die Anlegung eines Astes in einem Segmente schon begonnen hat, wenn an demselben noch nicht einmal die sich später als Astmutterzelle documentirende Zelle gebildet ist. Wir können noch weiter gehen und sagen: schon in der Scheitelzelle dürften gewisse moleculare Umlagerungen die Bildung eines Astes einleiten; alle diese hypothetischen Wachsthumsvorgänge können aber, auch wenn sie vorhanden wären, nie beobachtet werden, und dürfen daher auch, wenn es sich darum handelt, den morphologischen Aufbau eines Organes oder Organcomplexes festzustellen, gar nicht in Rechnung gebracht werden. In den Wurzeln von *Marsilia*[1] werden die Seitenwurzeln in gewissen Zellen einer der innersten Rindenschicht angehörigen Zellreihe angelegt. Wir sehen da öfters auf einem Tangentialschnitte mehrere Wurzelanlagen; jede weiter spitzenwärts gelegene zeigt einen jüngeren Entwicklungszustand, bis wir endlich zu einzelligen Stadien gelangen, in welchen sich also die Mutterzelle der Seiten-

---

[1] Nägeli und Leitgeb l. c. Taf. XVI.

wurzel durch nichts als durch ihre Grösse von den grund- und spitzenwärts anliegenden Zellen unterscheidet. Noch weiter spitzenwärts verschwindet auch dieser Unterschied; alle Zellen der betreffenden Zellreihe sind gleich gross. Es ist möglich, dass auch unter diesen Zellen schon ganz bestimmte zur Anlage von Wurzeln prädisponirt sind; es ist dies möglich, aber nicht nothwendig; wir werden uns daher an die Beobachtung halten, und die Wurzel erst da als angelegt betrachten dürfen, wenn die Mutterzelle derselben als solche erkannt werden kann. Wir können Theorien über rückwärts liegende Ursachen aufstellen: wo es sich aber um die Bestimmung des morphologischen Ortes der Entstehung eines Organes handelt, da müssen wir uns an die Beobachtung halten und ein Organ erst dann als angelegt betrachten, wenn dessen Anlage erkenntlich ist [1].

---

[1] Gegenüber meinen durch die Untersuchungen von *Fontinalis* und *Sphagnum* gestützten Angaben, dass der Ast später als das demselben Segmente angehörige Blatt angelegt werde, hält Hofmeister auch in seiner neuesten diesbezüglichen Arbeit (Bot. Zeitung 1870, pag. 464) seine schon früher ausgesprochene Ansicht fest, dass die Zweiganlage der Anlage des Blattes voraus gehe. Wenn irgend ein Object geeignet ist, über diese strittige Frage Entscheidung zu bringen, so ist es gewiss *Radula.* Die Lage der sprossbildenden Segmente in zwei geraden Längsreihen, die Lage der Sprossanlagen selbst nahe den Medianen dieser Segmente, und an ganz bestimmten Stellen, macht es möglich, an einer durchsichtig gemachten Vegetationsspitze in Bauchansicht zu gleicher Zeit an zwei Längsreihen von Segmenten genau jene Stellen zur Anschauung zu bringen, an welchen die Sprossanlagen, wenn sie überhaupt vorhanden sind, gesehen werden müssen. Es ist gar nicht nothwendig, die Beobachtungen bis in die Scheitelzelle hinein auszudehnen; wenn es mir nie und nirgends gelingt, in den Segmenten des jüngsten Umganges eine Sprossanlage aufzufinden, so bin ich wohl vollkommen berechtigt, mir die Beobachtung an noch jüngeren Stengeltheilen d. i. an der Endzelle zu ersparen. Ja, ich glaube, dass, wenn ich auch das eine oder andere Mal an der Scheitelzelle gewisse Ausstülpungen u. d. gl. wahrnehme, und es gelingt mir nicht, dieselben mit den späteren als Astanlagen deutlich erkennbaren Bildungen in eine ununterbrochen zu verfolgende Entwicklungsreihe zu bringen, ich gar nicht berechtigt bin, sie überhaupt als für die Astanlage von Bedeutung anzunehmen.

Auch für die erst in den Segmenten erfolgende Blattbildung ist *Radula* ein schönes Beispiel. An der mit grösster Sorgfalt nach der Natur gezeichneten Fig. 3 *A* der Taf. XI sieht man ganz genau, dass die Aussen-

Schon die ersten in der Astmutterzelle auftretenden Wände sind gegen einander geneigt, und schneiden von derselben Segmente ab. Das erste Segment ist dem Grunde, das zweite der Spitze des Muttersprosses, das dritte seiner Bauchseite zugekehrt, so dass schon nach diesen drei Theilungen die Lage der drei Segmentreihen bestimmt ist (Taf. XI, Fig. 10). Das Wachsthum der Segmente geht ganz in derselben Weise wie am Muttersprosse vor sich; der Seitenspross unterscheidet sich von dem Hauptsprosse, mit dem er auch in der Fähigkeit, sich zu verzweigen, übereinstimmt, nur dadurch, dass der Stammquerschnitt eine etwas geringere Zellenzahl zeigt; da die denselben zusammensetzenden Segmentscheiben gewissermassen auf einem früheren (jüngeren) Entwicklungszustand stehen bleiben (vergl. pag. 21).

Entsprechend der Lage des ersten Segmentes ist auch das erste Blatt des Seitensprosses so gelegen, dass es seinen Rücken dem Grunde des Muttersprosses zukehrt; es zeigt aber insoferne eine von den übrigen Blättern verschiedene Ausbildung, als seine beiden Hälften gleich gross sind, und an Flächenentwicklung weit hinter den später auftretenden Blättern zurückbleiben [1].

Die Seitenzweige haben am Tragsprosse auch nach dessen Längsstreckung dieselbe Lage wie ihre Anlagen am Scheitel, und

---

fläche der Scheitelzelle und die des Segmentes VIII zusammen noch eine einzige gekrümmte Fläche darstellen; nehmen wir die das Segment VIII von der Scheitelzelle trennende Wand im Gedanken heraus, so verräth uns an der Scheitelfläche keine Ausbauchung und keine Hervorwölbung die Anlage eines Segmentes. Fast noch schöner sehen wir dies in Taf. XIII, Fig. 10 *A*. Dass solche Ansichten aber verhältnissmässig selten sind, beweist eben nur, dass die Blattbildung sehr bald der Bildung des Segmentes nachfolgt.

[1] In Bezug auf die Lage des ersten Blattes der Seitenknospe beobachtete ich allerdings einige Ausnahmsfälle. So fand ich einmal eine Knospe, deren erstes Blatt scheitelsichtig (dem Scheitel des Muttersprosses zugekehrt) gelegen war. Merkwürdigerweise fehlte am Muttersprosse das zugehörige (mit der Knospe demselben Segmente angehörige) Blatt. Der Mutterspross war sonst grund- wie spitzenwärts ganz normal gebaut. An einem andern Spross waren an zwei aufeinander folgenden Blättern Knospen vorhanden, die jedoch unentwickelt geblieben waren. Die eine dieser Knospen, und zwar die weiter spitzenwärts gelegene, hatte ihr erstes Blatt ebenfalls scheitelsichtig gestellt.

bleiben stets am Grunde des Blattrückens fixirt. Der Grund liegt darin, dass die Astmutterzelle unmittelbar an die Einfügungsebene der freien Blattfläche angrenzt, was zur Folge hat, dass durch eine spätere Streckung des Segmentes ihre gegenseitige Entfernung nicht mehr verändert werden kann. Da nun bei dieser Streckung im vorzüglichen Maasse der akroskope Segmenttheil sich betheiligt, so wird natürlich zugleich mit der Blattinsertion auch die Knospe an den grundsichtigen Rand des Segmentes gerückt werden (vergl. pag. 31). In Taf. XIII, Fig. 11 ist das verschiedene Verhalten der Segmenttheile bei *Fontinalis* und *Radula* bei der Längsstreckung schematisch veranschaulicht. Das Schema zeigt uns die Rindentheile zweier Segmente (I und II) im medianen Längsschnitt; in den Segmenten I vor, in den Segmenten II nach der Längsstreckung. Bei *Fontinalis* (Fig. *A*) liegt die Sprossmutterzelle (*Sp*) ganz im basiskopen Basilartheile; zwischen ihr und der Blattinsertion *cd* liegen noch Theile des basiskopen Basilarstückes und solche des akroskopen (deren Aussenfläche *db*). Die Streckung beginnt zuerst im basiskopen Basilartheile; die Knospe bleibt noch ziemlich nahe an den Blattgrund gestellt[1]; später aber streckt sich der unterhalb der Blattinsertion gelegene Theil des akroskopen Stückes (dessen Aussenwand *bd*) und diese Streckung verursacht, dass die Knospe immer weiter vom Blattgrunde abrückt.

Bei *Radula* (Fig. *B*) grenzt die Sprossmutterzelle unmittelbar an die Blattinsertion *cd* an; die spätere Streckung des Segmentes, mag sie in welchem Theile immer stattfinden, kann diese ihre Lage nicht mehr verändern. Da nun aber diese Streckung eben nur den akroskopen Segmenttheil trifft, so rückt die Blattbasis sammt der Knospe an den grundsichtigen Rand des Segmentes.

c) Fortpflanzungsorgane.

Radula ist monöcisch. Die Haupt- wie die Seitensprosse tragen in der Regel beiderlei Arten von Fortpflanzungsorganen. Ein die Geschlechtsorgane tragender Spross ist immer durch längere Zeit rein vegetativ, bildet dann einige Zeit Antheridien

---

[1] Man vergleiche die Abhandlung I meiner Beiträge . . . pag. 32.

und schliesst mit einer weiblichen Inflorescenz. Seltener kehrt er jedoch nach der Production von Antheridien wieder zur vegetativen Entwicklung zurück. Man findet daher öfters Sprosse, die nur Antheridien tragen, während rein weibliche Sprosse nicht gefunden werden.

α. Antheridien.

Die Antheridien stehen einzeln in den Blattachseln, und sind in der Höhlung, welche der stark concave Unterlappen mit einem Theile des Oberlappens bildet, vollständig eingeschlossen. Der Körper des Antheridiums ist kugelförmig, und hat im ausgewachsenen Zustande einen Durchmesser von 0·15—0·2 Mm. Der Stiel ist länger, als der Durchmesser des Antheridiumkörpers, hin und her gewunden, vielzellig; die Zellen sind breiter als hoch.

Die ersten Anlagen der Antheridien werden im dritten Segmentumlaufe von der Spitze grundwärts (seltener schon im zweiten), also ungefähr um dieselbe Zeit wie die Sprossanlagen wahrgenommen. Sie stellen um diese Zeit keulenförmige Ausstülpungen einer an der Basis der Blattoberfläche und zwar des Oberlappens liegenden Zelle dar (Taf. XII, Fig. 1). Diese Zelle, die Mutterzelle des Antheridiums, gehört dem akroskopen Rindentheile, und zwar seiner rückständigen Hälfte an. In dem Falle, als das Stämmchen sehr einfach gebaut ist, und die rückständige Hälfte durch nur einmalige radiale Theilung in zwei im Querschnitte neben einander liegende Zellen zerfällt (vergl. pag. 21), ist es die median gelegene Zelle, welche zur Mutterzelle des Antheridiums wird; findet aber nochmalige Radialtheilung statt, so ist es eine Tochterzelle dieser median gelegenen Rindenzelle, welche zum Antheridium auswächst. Dieser Lage der Antheridiummutterzelle entsprechend, erscheint auch ein junges Antheridium, bei Betrachtung eines Sprossscheitels in Spitzenansicht, mehr an die Rückenseite gerückt (Taf. XII, Fig. 1 *C*); während in Bauchansicht seine Einfügungsstelle am Segmente nicht gesehen wird (Taf. XII, Fig. 1, *B*, *E*). In Taf. XIV, Fig. 4 ist ein junger Oberlappen dargestellt. Man sieht an seiner Basis erst eine papillöse Auftreibung der Antheridiummutterzelle. In Taf. XII, Fig. 2 erscheint die Antheridienzelle schon durch eine Querwand von der Mutterzelle abgetrennt,

die bei Vergleichung mit Fig. 1 *D*, *F*, 4, 5, 6 als die mediane Rindenzelle der rückenständigen Segmenthälfte erscheint.

Ich habe oben (pag. 31) erwähnt, dass bei der Streckung des Segmentes sich der akroskope Theil in überwiegendem Maasse betheiligt. Im Rindentheile trifft diese Streckung selbstverständlich die akroskopen Rindenzellen, deren freie Aussenwände (*n m* in Taf. XII, Fig. 1 *B*) zum grossen Theile die vergrösserte Segmentaussenfläche bilden müssen. (Man vergleiche die schematische Figur 12 in Taf. XIII.) Es betheiligt sich dabei natürlich auch die Antheridienmutterzelle. Da nun der Stiel auch des entwickelten Antheridiums an der Basis der Oberfläche des Blattoberlappens fixirt ist [1], und mit seiner Einfügung nicht von dieser ab an der Stengeloberfläche spitzenwärts gerückt wird, so folgt daraus, dass an der Flächenvergrösserung der Aussenfläche der (medianen) Rindenzellen wieder nur jene Theile betheiligt sind, die mehr spitzenwärts liegen, und an das hier liegende Segment angrenzen.

Die Antheridien von *Radula* sind also nicht wie etwa bei *Sphagnum* und theilweise auch bei *Fontinalis* [2] metamorphosirte Sprosse, sondern Trichomgebilde. Sie entsprechen in ihrer Stellung vollkommen den aus den Blattachseln hervorbrechenden Haargebilden bei *Fontinalis*. Namentlich frappant ist der Vergleich mit den Haaren bei *Sphagnum* [3], wo ebenfalls in jeder Blattachsel nur ein Trichom und so wie bei *Radula* an einer ganz bestimmten Stelle hervorsprosst. Es ist dies eine Thatsache, die im Lichte der Descendenztheorie eine nicht zu unterschätzende Bedeutung erhält. Bei *Radula* und auch bei anderen Lebermoosen sind diese morphologischen Glieder Träger einer höchst wichtigen physiologischen Function; bei *Sphagnum* finden sie als solche keine Verwendung mehr, bleiben aber durch Vererbung erhalten.

Die Entwicklung der Antheridien geht nach Hofmeister [4] bei *Radula* in ähnlicher Weise vor sich, wie bei allen

---

[1] — und beim Losreissen der Blätter vom Stengel ebenfalls mit abgerissen wird, —

[2] Man vergleiche Abhandlung II meiner Beiträge. Nach Hofmeister (Bot. Zeit. 1870, Nr. 29) sind die Antheridienstände der Polytrichineen metamorphosirte Sprosssysteme.

[3] Abhandlung III meiner Beiträge pag. 18, Taf. VIII, Fig. 8.

[4] Vergl. Unters. pag. 35.

übrigen Lebermoosen. Die Ausstülpung der Antheridienmutterzelle wird durch eine Querwand vom ursprünglichen Zellraum abgetrennt. In der äusseren Zelle treten noch öfter Querwände auf, wodurch ein Zellfaden — der Antheridiumstiel — gebildet wird. Die Endzelle des Fadens schwillt keulig an, und theilt sich durch zwei schiefe, entgegengesetzt geneigte Wände. Der Antheridiumkörper besteht nun aus zwei Segmenten und der (zweischneidigen) Scheitelzelle. Jedes Segment zerfällt durch eine radiale Längswand in zwei nebeneinander liegende Zellen; eine dieser letzteren durch eine Tangentialwand in eine innere und eine äussere Zelle. Die Innenzelle ist die Urmutterzelle der Samenbläschen, die fünf peripherischen, vier seitliche und eine Deckelzelle (Scheitelzelle) bilden sich durch weitere Theilungen zur Hüllschicht des Antheridiums um[1].

Nach meinen Beobachtungen geht die Entwicklung der Antheridien in folgender Weise vor sich:

Die durch eine Querwand vom ursprünglichen Zellraum der Antheridienmutterzelle abgeschnittene keulenförmige Zelle differenzirt sich zuerst in eine kleinere und niedrigere Stielzelle und eine grössere nahezu kugelförmige Endzelle. Aus jener bildet sich durch eine Folge von 30—40 Quertheilungen der Stiel, aus dieser der Körper des Antheridiums. Letztere zerfällt zuerst durch eine Längswand in zwei nahezu gleiche Hälften, deren jede sich nun in vollkommen gleicher Weise weiter ausbildet: Eine Längswand (Wand 2 in Fig. 17, Taf. XIV), die sich in einiger Entfernung vom Scheitelpunkte und unter c. 45° an die erste Theilungswand (Wand 1) ansetzt, trifft die Oberfläche der halbkugeligen Zelle seitlich ungefähr in der Mitte ihrer Quererstreckung. Es sind

[1] In ganz verschiedener Weise beschreibt Kny (Bau und Entwicklung der Riccien in Pringsheim's Jahrbüchern f. wiss. Bot. V, pag. 364) die Entwicklung der Antheridien bei *Riccia*, mit der nach Strassburger (die Geschlechtsorgane von *Marchantia polymorpha* in Pringsheim's Jahrbüchern VII, pag. 411) die bei *Marchantia polymorpha* übereinstimmt. So wie der Stiel besteht auch der Antheridienkörper anfangs aus mehreren übereinander gestellten cylindrischen Querscheiben, aus deren jeder durch weitere Theilungen 4 centrale und 4 peripherische Zellen hervorgehen. Jene bilden die Samenbläschen, diese setzen die Hüllschicht des Antheridiums zusammen.

so zwei Zellen entstanden von gleicher Höhe und gleicher peripherischer Ausdehnung, aber verschiedener radialer Tiefe. Die grössere derselben, die sich gegen die erste Theilungswand keilförmig zuschärft, zerfällt zunächst in zwei Zellen, indem eine Wand (Wand 3), welche die beiden ersten Wände (1 und 2) unter gleichen Winkeln, die Aussenwand aber in der Mitte ihrer Höhe trifft, eine trichterförmige, bis an die oberste Stielzelle reichende axile Zelle herausschneidet, die nach der Wand 3 hin am weitesten grundwärts geöffnet ist. Sie wird nun durch eine ihrer Aussenfläche parallele Wand (Wand 4), die sich grundwärts an die Wand 3, seitlich an die Wände 1 und 2 ansetzt, in eine Deckelzelle und eine innere Zelle zerlegt. Ganz derselbe Theilungsvorgang findet auch in der zweiten halbkugeligen Zelle statt, doch so, dass bei der Aufeinanderfolge der Wände 2 und 3 dieselbe Umgangsrichtung wie in der ersten Hälfte beibehalten wird. Im Querschnitte erscheinen daher die gleich bezeichneten Wände einander parallel; die Deckelzellen liegen diagonal (Taf. XIV, Fig. 12 *A*, 14). Es besteht jetzt der Körper des Antheridiums aus zwei centralen (inneren) Zellen, die von sechs Hüllzellen umgeben sind, gegen den Antheridiumstiel hin aber unmittelbar an die oberste Stielzelle angrenzen.

Jede Deckelzelle zerfällt nun weiters durch eine senkrecht auf ihre Aussenfläche aufgesetzte Quertheilung (Wand 5) in eine kleinere scheitelständige dreieckige und eine grössere viereckige Zelle. Auch die durch die Wand 2 abgeschnittene Hüllzelle zerfällt durch Quertheilung in zwei Zellen, deren untere dieselbe Höhe wie die durch die Wand 3 abgeschnittene Zelle besitzt. Sämmtliche Zellen der Hüllschicht mit Ausnahme der zwei kleinen dreieckigen, am Zenith gelegenen theilen sich nun durch Längswände (man vergleiche die schematische Figur 17). Die Hüllschicht des Antheridiums besteht nun aus einem aus je acht Zellen bestehenden Doppelgürtel, und ist am Scheitel durch die zwei dreieckigen Deckelzellen, nach dem Grunde hin durch die oberste Stielzelle, die durch Quadrantentheilung in vier Zellen zerfällt, abgeschlossen. Die weitere Theilung der Hüllzellen durch Längs- und Querwände ist wohl nicht mehr genau zu verfolgen. Ebenso wenig die der zwei inneren Zellen, aus denen durch meist unter

rechten Winkeln aneinander stossende Theilwände schliesslich die Samenbläschen hervorgehen.

Der eben mitgetheilten Entwicklungsweise des Antheridiums entsprechen vollkommen die Spitzen- und Seitenansichten. Von der Spitze gesehen, werden in Oberflächenansicht die Wand 1, die Wände 2 und die Wände 5 gesehen werden (Taf. XIV, Fig. 12 *A*); die Wände 3, die sich zu tief ansetzen, sind natürlich nicht sichtbar (werden aber bei entsprechender Neigung des Präparates als den Wänden 5 parallel verlaufende Linien gesehen werden). In derselben Ansicht, aber bei mittlerer Einstellung erscheint der den beiden Innenzellen entsprechende Raum durch eine Diagonale (Wand 1) halbirt. An jungen Antheridien erkennt man noch die den Wänden 3 und 2 entsprechenden Theile (Fig. 14), der mittlere Raum ist von quadratischem Querschnitt; bei älteren Antheridien sind die beiden Innenzellen zusammen von kreisförmigem Umriss, die sie umschliessenden peripherischen Zellen lassen ihre Abstammung nicht mehr erkennen (Fig. 12 *B*). In Längsansicht zeigen Antheridien, die ungefähr den in Fig. 17 abgebildeten Entwicklungszustand darstellen, je nach ihrer Lage, ganz verschiedene Ansichten. Liegen die Wände 3 horizontal (die Wand 1 also schief; vergl. Fig 14), so erscheint nur e i n e mittlere Zelle, die seitlich von den Wänden 2 begrenzt ist (Fig. 11 *A*, 15)[1]; bei verticaler Lage der Wand 1 erscheint natürlich diese den mittleren Raum durchsetzend (Fig. 11 *B*), an diese scheitelwärts anstossend sieht man die Durchschnitte der die Deckelzellen abschneidenden Wände 4.

Der eben besprochene Theilungsvorgang ist zweifellos der häufigste. Doch scheint es, dass insoferne Abweichungen eintreten können, als die Bildung der ersten Halbirungswand ganz unterbleibt, und gewissermaassen nur eine Hälfte ausgebildet wird. Ich schliesse dies daraus, dass man öfters Queransichten junger Antheridien erhält, wo die centrale Zelle dreieckig erscheint, und von keiner Wand durchsetzt wird. Fig. 16 zeigt eine andere Un-

---

[1] Ähnliche Ansichten müssen sich ergeben, wenn die Wände 2 horizontal liegen. Die von der centralen Zelle radial nach der Peripherie verlaufenden Linien gehören dann aber den Wänden 3 und 5 an.

regelmässigkeit. Ich glaube, dass hier schon die dritte Wand die Scheidung in Deckelzelle und centrale Zelle veranlasste. Es unterblieb also die Bildung der Wand 3; die Deckelzelle reichte bis an den Grund des Antheridiums.

β. Weibliche Inflorescenz.

Der weibliche Blüthenstand von *Radula* steht immer am Ende der Haupt- oder einer Seitenachse. Häufig findet man Auszweigungssysteme, deren einzelne Glieder sämmtlich durch eine Inflorescenz geschlossen werden. In diesem Falle sind die Inflorescenzen der Seitenachsen um so jünger, je jünger die sie tragenden Sprosse sind, das heisst, je näher diese der Spitze der relativen Hauptachse liegen. Jede Inflorescenz besteht aus 3—10 Archegonien und dem sie umschliessenden Perianthium, das wieder von zwei Blättern eingehüllt wird, bei denen die Grössendifferenz zwischen Ober- und Unterlappen minder beträchtlich ist, als bei den tiefer stehenden Blättern dieser und überhaupt vegetativer Achsen.

Die Archegonien einer Inflorescenz zeigen verschiedene Grade der Ausbildung. Drei davon sind immer weiter entwickelt als die übrigen und bilden gewissermassen drei Centra, um die herum sich die jüngeren Archegonien gruppiren. Dem entsprechend finden wir auch an jungen Inflorescenzen in den häufigsten Fällen drei weiter vorgeschrittene Archegonien, die jedoch selbst wieder drei verschiedene Altersstadien repräsentiren. Ausnahmslos sind sie so gelegen, dass sie, bei normaler Lage des Tragsprosses, in einer Horizontalebene und nach ihrem Alter gereiht erscheinen, so zwar, dass immer das, den mittleren Entwicklungszustand zeigende auch in der Mitte gelegen erscheint (Taf. XIV, Fig. 1, 2, 6, 7) [1]. Auch die jüngeren Archegonien (falls solche vorhanden) sind in derselben Richtung nach dem Alter geordnet, wobei das vierte Archegonium an der Basis des ersten (ältesten) liegt (Taf. XIV, Fig. 1, 5). Das älteste Archegonium liegt einmal rechts, das andere Mal links von dem im Mittelstadium befindlichen.

---

[1] Man vergleiche auch Hofmeister's Abbildung in Vergl. Unters. Taf. VIII, Fig. 26.

Es wurde früher erwähnt (pag. 38), dass der mit einer weiblichen Inflorescenz abschliessende Spross anfangs rein vegetativ ist, und dass er dann durch längere Zeit in seinen Blattachseln Antheridien entwickelt. Seine Scheitelzelle ist also in dem Momente, als die Archegonienbildung beginnt, ringsum von jungen Segmenten (zwei seitenständigen und ein bauchständiges) umgeben. Die erste Veränderung, die wir nun am Scheitel wahrnehmen, besteht darin, dass das ältere der beiden seitenständigen Segmente in seiner Mediane papillös auswächst [1]. Gleich darauf wächst auch die Scheitelzelle in der Richtung der Längsachse der Vegetationsspitze etwas stärker; dieser folgt das jüngere der seitenständigen Segmente, den Wachsthumsvorgang des älteren genau wiederholend. Es sind dies die Anlagen der drei ältesten (sich zuerst entwickelnden) Archegonien und es ist nun selbstverständlich, dass, je nachdem das ältere der beiden seitenständigen Segmente rechts oder links von der Scheitelzelle gelegen ist, auch die Archegonienentwicklung von rechts nach links oder umgekehrt fortschreitet.

Schon zur Zeit als das papillöse Auswachsen des Segmentes noch wenig bemerkbar ist, treten in demselben die ersten Theilungen ein. Eine Wand, die sich am bauchständigen Seitenrande des Segmentes ungefähr in der Mitte der Höhe des letzteren ansetzt, verläuft in schwacher Krümmung gegen den Grund des Segmentes, den sie zunächst der Mediane trifft (Wand *a* in Taf. XIV, Fig. 2 *A*, *C*, Fig. 3). An diese anschliessend und nach dem rückenständigen Seitenrande verlaufend, folgt sogleich eine zweite, ähnlich gekrümmte [2]. Das Segment besteht nun aus drei

---

[1] Im Gegensatze zur vegetativen Entwicklung des Segmentes, wo zuerst die Halbirung desselben stattfindet, und sich dann an der Aussenfläche jeder Hälfte eine neue Wachsthumsrichtung bemerklich macht.

[2] Es wäre auch möglich, dass die an den rückenständigen Seitenrand anstossende Wand zuerst sich bilde und dann erst die nach den bauchständigen Rand verlaufende nachfolge. Ich bekam hie und da solche Ansichten (Fig. 3 *E*); doch fehlt mir die nöthige Zahl von Beobachtungen, um mit Sicherheit aussprechen zu können, ob das Eine oder das Andere der Fall sei, oder ob beides gleich häufig vorkomme. Es ist dies überhaupt sehr schwierig zu entscheiden, da die Bilder nach der mehr oder minder geneigten Lage die Segmentaussenfläche an demselben Objecte bald für die eine, bald für die andere Ansicht sprechen.

Zellen, zwei davon bilden den Grund des Segmentes; sie sind seitlich am höchsten, an der Stelle, wo sie aneinanderstossen, am kürzesten. Die dritte, die an ihrer Spitze die papillöse Auftreibung zeigt, ist keilförmig zwischen die beiden anderen eingesenkt (Taf. XIV, Fig. 2 *C*, 3 *E*, *F*). In dieser Zelle wird nun durch eine Querwand die Papille abgeschnitten (Wand *b* in Fig. 2 *A*, *C*, 6, 7), die sich durch später zu besprechende Theilungen zum Archegonienkörper ausbildet. Aus der grundwärts anliegenden Zelle bildet sich der Archegonienstiel und weiters jene später sich entwickelnden Archegonien, die sich um das zuerst gebildete gruppiren. Aus den beiden durch die ersten schiefen Wände abgeschnittenen Basilarzellen entwickelt sich der auf dieses Segment entfallende Theil des Perianthiums.

Die erste schiefe Wand (*a*) und ebenso die entgegengesetzt geneigte erscheinen in Bauchansicht der Vegetationsspitze anfangs ziemlich genau quer gestellt (Fig. 2 *A*), werden aber bald durch überwiegendes Längenwachsthum der grundsichtigen Theile der Aussenwände der beiden Basilarzellen ziemlich stark geneigt (Fig. 3 *B*, *C*). Derselbe Wachsthumsvorgang der Aussenwände der Basilarzellen wird noch längere Zeit beibehalten; in Folge dessen treten deren akroskope Ränder wulstartig über die Segmentoberfläche hervor und überwallen die spitzenwärts gelegenen Segmenttheile.

Auch das jüngere der beiden seitenständigen Segmente wiederholt genau den eben für das ältere Segment beschriebenen Theilungs- und Wachsthumsvorgang, und da diese beiden Segmente an der Rückenfläche des Stämmchens an einander stossen, so stehen hier schon der Anlage nach die Wallränder in Verbindung und wachsen nun als gemeinsamer Wall weiter. An der Bauchseite vermittelt die Verbindung zwischen beiden aus den seitenständigen Segmenten hervorgegangenen Perianthiumtheilen das jüngste bauchständige Segment, das in gleicher Weise über die Oberfläche hervorwachsend sich in seiner ganzen Höhe bei der Bildung des Perianthiums betheiligt. Dieses aus dem bauchständigen Segmente hervorgegangene Stück des Perianthiums ist noch längere Zeit durch zwei tiefe Einkerbungen seines Randes von den aus den seitenständigen Segmenten hervorgegangenen

Perianthiumtheilen geschieden. Doch wird diese Abgrenzung bald durch das rasche Randwachsthum vollständig ausgeglichen.

Das Perianthium ist schon nach seiner Anlage in den Medianen der beiden seitenständigen Segmente am niedersten (Fig. 2 *C*) und zeigt also schon vom Anfange an eine zweilippige Form, die auch während seines ganzen Wachsthumes beibehalten wird (Fig. 5). In seinen sämmtlichen Randzellen wechseln fortwährend Längs- mit Quertheilungen; es resultirt daraus die fächerförmige Zellgruppirung, wie wir sie auch an ziemlich weit entwickelten Perianthien noch deutlich erkennen.

Das jüngste von mir überhaupt beobachtete Anlagestadium einer Inflorescenz ist in Fig. 2 *A* dargestellt. Man sieht hier schon deutlich die Anlage des Archegoniums im Segmente IV (vergl. Fig. 2 *C*), auch in der Scheitelzelle *v* ist dies bemerkbar, während im Segmente V eine diesbezügliche Veränderung noch nicht beobachtet wird. Im Segmente IV ist ferner durch die Wand *a* schon der zum Perianthium auswachsende Basilartheil abgeschnitten; in derselben Höhe, wie diese Wand verläuft auch die akroskope Hauptwand *e* des jüngsten bauchständigen Segmentes; im Segmente V ist das Perianthium noch nicht angelegt. Ein Hervorwachsen der das Perianthium zusammensetzenden Zellen über die Segmentoberfläche war an diesem Präparate noch in keiner Weise wahrzunehmen. Ein schon etwas älteres Stadium zeigt Fig. 3; sowohl insoferne, als das Perianthium schon in beiden seitenständigen Segmenten (IV und VI durch die Wand *a*) angelegt erscheint und eine Hervorwölbung der betreffenden Zellen schon begonnen hat (vergl. Fig. 3 *C*), als auch desshalb, weil auch die Scheitelzelle in der Archegoniumanlage weiter vorgeschritten ist. In dieser Zelle bemerkt man über der akroskopen Hauptwand des Segmentes V (*e*) noch eine weitere dieser parallele Theilungswand *e'*. Es ist so gewissermassen ein noch jüngeres bauchständiges Segment gebildet. Es gelang mir nicht mit voller Sicherheit zu entscheiden, ob nun dieses jüngere Segment in die Perianthiumbildung eintritt, oder ob das Segment V dazu verwendet wird. Ist das erstere der Fall, so ist in der Segmentspirale die Bildung eines seitenständigen (über dem Segmente IV gelegenen) Segmentes übersprungen worden und es wäre die Bildung dieses Segmentes in der That nur zu dem Zwecke erfolgt, um an der

Perianthiumbildung Theil zu nehmen; möglicherweise desshalb, weil das Segment V zu wenig hoch hinaufreichte, um sich noch dabei betheiligen zu können. Doch halte ich es für wahrscheinlicher, dass auch hier das in der Segmentspirale liegende Segment V bestimmt war, sich an der Perianthiumbildung zu betheiligen, und zwar desshalb, weil Seitenansichten (Fig. 3 *C*) es wahrscheinlich machten, dies auch mit den an anderen Objecten gemachten Beobachtungen besser übereinstimmt; ferner auch desshalb, weil mir wohl Fälle genug vorgekommen sind, wo der auf das bauchständige Segment entfallende Perianthiumtheil an Höhe hinter den Seitentheilen zurückgeblieben war, ich aber nie das Entgegengesetzte beobachtete. Ist diese Ansicht die richtige, so müssen wir diese letzte Theilung als eine schon zur Archegonienbildung gehörige auffassen, die vielleicht den Zweck hat, Zellen jenes Gewebes zu erzeugen, aus dem jene Archegonien hervorgehen, die wir an weiter vorgeschrittenen Entwicklungsstadien um die Basis des mittleren Archegoniums gruppirt finden.

In der Entwicklung weiter vorgeschritten als das eben besprochene Präparat, war das in Fig. 6 dargestellte. Das Perianthium ist schon über die Segmentoberfläche hervorgetreten (sein Umriss ist durch die punktirte Linie angedeutet); in dem älteren der seitenständigen Segmente wie auch in der Scheitelzelle sind ferner schon durch Querwände jene Zellen abgeschnitten, die die Körper der Archegonien 1 und 2 bilden sollen [1].

Ein noch älteres Stadium zeigt Fig. 7, sowohl desshalb, weil in dem in die Perianthiumbildung eingehenden Segmente *m* eine Längstheilung [2] aufgetreten ist, als auch weil im Archegonium 1 die Ausbildung schon weiter vorgeschritten ist.

G o t t s c h e [3] hat die Behauptung aufgestellt, dass das Perianthium sich immer erst n a c h geschehener Befruchtung bilde und dass zwischen diesen beiden Vorgängen ein gewisser Causalnexus

---

[1] An dieser Figur, die einen axilen Längsschnitt darstellt, sieht man auch die keilförmige Zuschärfung der Scheitelzelle, was, wie oben (pag. 15) erwähnt wurde, an vegetativen Sprossen in Bauchansicht nie beobachtet wird.

[2] Die an vegetativen Sprossen n i e beobachtet wird.

[3] L. c. pag. 333.

bestehe. Dies ist für *Radula* entschieden unrichtig; das Perianthium ist schon vollkommen deutlich in der von mir gegebenen Abbildung Fig. 1; noch weiter entwickelt zeigt es sich in der oben citirten Abbildung Hofmeister's, obwohl weder hier noch dort ein Archegonium geöffnet erscheint.

Der Beginn seiner Entwicklung reicht in die Zeit der Anlage der ersten Archegonien zurück[1]; ja, wenn wir nur die Anlagestadien berücksichtigen, müssen wir sagen, dass das Perianthium früher als die Archegonien in die Erscheinung trete.

Als angelegt zu betrachten ist das Perianthium jedenfalls schon durch die Bildung der beiden Basilarzellen; denn der Theilungsvorgang, der dies zur Folge hat, ist verschieden von dem, wie wir ihn an blattbildenden Segmenten finden. Wohl hat sich um diese Zeit auch schon an der Spitze des Segmentes ein anderer Wachsthumsvorgang (die Ausbildung einer, statt wie bei der Blattanlage zweier Wachsthumsrichtungen) bemerkbar gemacht (Fig. 3 *F*); ich weiss jedoch nicht, ob es erlaubt ist, damit das Archegonium schon als angelegt zu betrachten und ob nicht erst vielmehr durch die Bildung der Querwand, die die Spitzenpapille für den Körper des Archegoniums abschneidet, dasselbe als angelegt erscheint. Ich lasse es nach dem, was oben über die Anlage des Perianthiums und über seine Zusammensetzung aus morphologisch ungleichwerthigen Gebilden gesagt wurde, vorläufig dahingestellt, ob die ziemlich allgemein herrschende Ansicht[2], dasselbe sei ein metamorphosirter Blattcyclus, damit in Übereinstimmung zu bringen ist. Wenn einerseits gegen diese Anschauung der Umstand spricht, dass ein Theil des Perianthiums aus Segmenten entsteht, die an vegetativen Sprossen nie Blätter bilden, dass aber auch jener Theil, der aus den sonst blattbildenden Segmenten hervorgeht, in seiner Anlage durchaus nicht mit der der Blätter übereinstimmt, so sprechen doch andererseits manche Gründe für die Annahme, dass wir es hier mit einer Blattmetamorphose zu thun haben. Es lassen sich diese Gründe weniger

---

[1] Hofmeister l. c. pag. 36 sagt, das Perianthium sei von späterer Entstehung als die Archegonien.

[2] Man vergleiche Gottsche l. c. pag. 349.

aus der Beobachtung an *Radula*, als vielmehr aus der Vergleichung der hier stattfindenden Entwicklung mit der anderer Lebermoose ableiten. Ich will in dieser Beziehung nur einiges bemerken: Bei *Jungermannia bicuspidata* bilden ebenfalls nur die seitenständigen Segmente Blätter; jedes der bauchständigen aber wächst bald nach seiner Anlage in eine kurze Haarpapille aus, deren Wachsthum schon in der Knospe vollendet ist[1]. An reproductiven Sprossen sehen wir nun häufig an Stelle dieser Papille ein Blatt entwickelt[2] und es lassen sich leicht zwischen beiden so verschiedenen Bildungen alle Übergänge verfolgen. Man kann also annehmen, dass an vegetativen Sprossen eine Längsreihe von Blättern regelmässig fehlschlägt[3]. Man könnte nun dies auch auf *Radula* anwenden und sagen, dass die Blattbildung in der bauchständigen Segmentreihe in der Regel unterdrückt erscheint, und nur bei der Bildung der weiblichen Inflorescenz bei der Perianthiumbildung in die Erscheinung tritt. In Bezug auf die seitenständigen Segmente liesse sich vielleicht sagen, dass die erste schiefe Wand der in vegetativen Segmenten auftretenden Halbirungswand (*h* in den Figuren) entspreche, dass also der eine Blattlappen ausschliesslich zur Perianthiumbildung verwendet wird, während der andere in zwei Theile zerfällt, einen unteren Theil, der in die Perianthiumbildung eintritt und einen oberen (der Spitze einer Blatthälfte entsprechenden), der zur Archegonienbildung verwendet wird[4]. Es liesse sich die Vergleichung noch weiter treiben und die Querwand, welche den Körper des ersten (oder dritten) Archegoniums abschneidet, als der vierten Theilungswand (pag 25, Taf. XIII, Fig. 1 *B*) entsprechend annehmen. Ich lege jedoch diesen Speculationen vorderhand keinen Werth bei;

---

[1] Es sind diese Blattpapillen nicht zu verwechseln mit den später aus den bauchständigen Segmenten hervorsprossenden Wurzelhaaren.

[2] Dies gilt für die Antheridien tragende Region eines Sprosses. Aber auch der sich zur Bildung der weiblichen Inflorescenz anschickende Spross bildet unterhalb des Perianthiums durch mehrere Segmentumläufe an der Bauchseite Blätter.

[3] Hofmeister Zusätze und Berichtigungen etc. in Pringheim's Jahrbüchern, Bd. III, pag. 277.

[4] In Spitzenansichten erscheint die Spitzenpapille selten in der Segmentmediane, sondern näher der Rücken- oder, was häufiger ist, näher der Bauchseite (vergl. Fig. 3 *D*).

— ob sie berechtigt sind, ob sie sich überhaupt für die beblätterten Lebermoose im Allgemeinen durchführen lassen, müssen erst umfassende vergleichende Untersuchungen lehren. Das Thatsächliche ist folgendes:

Die weibliche Inflorescenz (Archegonien sammt Perianthium) entwickelt sich aus der Scheitelzelle des Sprosses und den drei Segmenten des jüngsten Umlaufes. Die Archegonien entstehen aus der Sprossscheitelzelle und den Spitzentheilen der seitenständigen Segmente, deren untere Theile in Verbindung mit dem bauchständigen Segmente zur Bildung des Perianthiums verwendet werden.

Die Entwicklung des Archegoniums geschieht nach Hofmeister[1] bei allen beblätterten Lebermoosen, in derselben Weise wie bei den Laubmoosen, durch Theilungen einer zweischneidigen Scheitelzelle. Es entsteht so ein aus zwei Segmentreihen aufgebauter cylindrischer Zellkörper, in dem sich durch weitere Theilungen ein centraler Strang von Zellen differenzirt. Die unterste Zelle dieses Stranges wird zur Centralzelle, die übrigen verflüssigen ihre horizontalen Scheidewände und geben so zur Entstehung des den Halstheil des Archegoniums durchziehenden Canales die Veranlassung.

In ganz verschiedener Weise beschreibt Strassburger[2] die Entwicklung der Archegonien bei *Marchantia* und damit übereinstimmend Kny[3] die bei den Riccien. Die Mutterzelle des Archegoniumkörpers zerfällt durch vier sich rechtwinklig schneidende Längstheilungen in eine axile und vier seitliche Zellen. Jene zerfällt nun durch eine Querwand in die Deckelzelle und die Centralzelle. Aus der Deckelzelle bildet sich (durch Kreuztheilung und spätere Quertheilungen) der aus vier Zellreihen aufgebaute Halstheil des Archegoniums. Die Centralzelle zerfällt in eine grössere, zur Befruchtungskugel werdende und eine kleinere obere Zelle (Canalzelle), die in dem Maasse als sich die Deckelzelle zum

---

[1] Vergl. Unters. pag. 36 und 16.
[2] L. c. pag. 415.
[3] L. c. pag. 379.

Archegoniumhalse ausbildet, sich zwischen die vier Zellreihen hineindrängt und so den Halscanal bildet.

Sehen wir von der Art der Zelltheilung vorderhand ab, so liegt der wesentliche Unterschied zwischen diesen Angaben jedenfalls in der Bildungsweise des Halscanales. Nach Hofmeister entsteht er durch Verflüssigung einer Zellreihe, nach Strassburger wird er dadurch gebildet, dass sich eine Tochterzelle der Centralzelle (Schwesterzelle der Befruchtungskugel) zwischen die Halszellen hineindrängt und diese auseinanderschiebt.

In Bezug auf den wesentlichsten Punkt, die Bildung der Canalzelle aus der Centralzelle, stimmen meine an *Radula* gemachten Beobachtungen mit den Strassburger's überein. Sie weichen aber wesentlich ab, was die Bildung des Halses und überhaupt die Theilungsweise der Mutterzelle des Archegoniumkörpers betrifft.

Der Vorgang ist folgender:

Die durch eine Querwand abgeschnittene Endzelle (Mutterzelle des Archegoniumkörpers) wird durch drei sich aneinander ansetzende, aber sämmtlich bis an den Grund der Zelle verlaufende Längswände (Taf. XIV, Fig. 23, Wände 1, 2, und 3) in eine trichterförmige axile und drei seitliche Zellen zerlegt. Die axile Zelle theilt sich durch eine ihrer Aussenfläche parallele Wand (Wand 4) in eine Deckel- und eine Centralzelle. Die drei Seitenzellen, ebenso die Centralzelle zerfallen nur durch Querwände in zwei Stockwerke ziemlich gleich hoher Zellen. Die Seitenzellen des unteren Stockwerkes werden zum Bauchtheil, die des oberen zum Halstheil des Archegoniums; die im unteren Stockwerke gelegene axile Zelle bildet die Befruchtungskugel, die des oberen Stockwerkes ist die Canalzelle.

Entsprechend ihrer Entstehung aus dem oberen Theile der trichterförmigen Centralzelle, ist die Canalzelle gleich nach ihrer Entstehung breiter als ihre grundwärts anliegende Schwesterzelle (Fig. 18) [1]. In dem Maasse nun als die Seitenzellen des oberen

---

[1] Diese Figur entspricht vollkommen der von Strassburger (l. c.) in Taf. XXVIII, Fig. 15 gegebenen Abbildung. Ich habe *Marchantia* nicht untersucht, und bin daher nicht berechtigt die Richtigkeit von Strassburger's Angaben zu bezweifeln, und möchte nur bemerken, dass ich bei

Stockwerkes sich zum Halstheile des Archegoniums umbilden, wird auch die Canalzelle länger und dafür auch schmäler (Fig. 21). Sie folgt also einfach dem Längenwachsthume der Seitenzellen; von einem Hineindrängen zwischen diese oder die Deckelzellen kann natürlich schon nach ihrer Anlage nicht die Rede sein. Die Canalzelle ist von ihrer Schwesterzelle vielleicht zu keiner Zeit durch eine cellulosehältige Membran abgegrenzt. Ebensowenig gelang es mir, eine Theilung der Canalzelle in mehrere übereinanderliegende Zellen nachzuweisen.

Von den den Halstheil bildenden Seitenzellen ist die durch die erste Längswand gebildete die breiteste (Fig. 7, 19, 22). Sie theilt sich, bald nach der Abscheidung von ihrer (im unteren Stockwerke liegenden) Schwesterzelle, durch eine Längswand (Fig. 19, 22, 23) in zwei nebeneinander liegende Zellen, die nun mehrmals hinter einander durch Querwände getheilt werden[1]. In ähnlicher Weise theilt sich auch die durch die Wand 3 abgeschnittene Seitenzelle, während die durch die Längswand 2 gebildete sich durch entgegengesetzt geneigte und an einander sich ansetzende schiefe Wände vervielfältigt[2]. Das Gesammtlängenwachsthum ist in der aus der Seitenzelle 1 hervorgegangenen Zellgeneration jedoch stärker, als in den den beiden anderen Seitenzellen entsprechenden; — in Folge dessen wird der Archegoniumhals gekrümmt, und seine convexe Seite durch jene rascher in die Länge wachsende Zellgeneration eingenommen werden. Mit der Krümmung des Halses ist auch eine geringe Drehung um seine Axe verbunden, und es wäre wohl möglich, dass dies durch jene in einer Seitenzelle auftretenden schiefen Theilungen bedingt wird.

Radula öfters auch Ansichten, wie Strassburger's Fig. 13 erhalten habe. Sie entstehen wenn der Neigungswinkel zweier Längswände sehr spitz ist und sie daher zugleich im Durchschnitte erscheinen. In diesen Fällen ist die Spitzenansicht entscheidend und meine Figuren 7 *B* und 19 lassen wohl keinen Zweifel über die Theilungsweise.

[1] Hie und da tritt wohl auch eine schiefe Wand auf (Fig. 22).

[2] Ich weiss nicht, ob es immer die zweite Seitenzelle ist, die sich durch schiefe Wände theilt. Es mag öfters dieser Theilungsvorgang wohl auch in der dritten Seitenzelle stattfinden; überhaupt auch manchen Abänderungen unterliegen.

Die ersten Theilungen der Deckelzelle ergeben sich aus den in Fig. 22 und 23 dargestellten Schemen. Auch diese „Deckelzellen“ zeigen ein in der Richtung der Längsachse des Halses fortschreitendes Längenwachsthum. Sie werden dadurch immer steiler gestellt und tragen so zur Verlängerung des Archegonienhalses bei, der sich auch schliesslich nur so weit öffnet, als er durch diese aus der ursprünglichen Deckelzelle abstammenden Zellen gebildet wird.

Auch die Seitenzellen des unteren (den Bauchtheil des Archegoniums bildenden) Stockwerkes theilen sich einmal durch Längswände und dann einige Male durch Querwände; doch ist ihr Längenwachsthum nur gering, und bleibt weit zurück hinter dem des oberen Stockwerkes.

Die hier beschriebene Entwicklung des Archegoniums erinnert in ihren Anfangsstadien in vielfacher Beziehung an die des Antheridiums. Abgesehen von der ungleichen Höhe der dritten Seitenzelle ist bei der Archegonienbildung der Theilungsvorgang, von der Abscheidung der Endpapille bis zur Bildung der centralen Zelle, ganz übereinstimmend mit dem, der in der Hälfte eines Antheridiums die Entstehung der centralen Zelle veranlasst.

Erklärung der Tafeln.

Die nicht schematischen Figuren sind sämmtlich mit der *Camera lucida* entworfen. Die in ( ) stehenden Zahlen geben die Vergrösserung an.

Die mit gleichen Buchstaben bezeichneten Wände entsprechen sich in allen Figuren, und es bedeutet:

h. Die Halbirungswand des Segmentes (vergl. Text pag. 21).

g. Die erste Tangentalwand des seitenständigen Segmentes, die die rückenständige Rindenzelle abschneidet (Text pag. 21).

p. Die erste Tangentalwand des bauchständigen Segmentes (Text pag. 20).

c. Die erste schiefe Wand einer Segmenthälfte (Text pag. 28).

t. Die erste Querwand des Rindentheiles eines seitenständigen Segmentes, die zur Differenzirung in einen akroskopen und basiskopen Theil führt (Text pag. 29).

v. Erste Querwand im basiskopen Rindentheile (Text pag. 29).

Die Sprossanlagen sind mit *Sp*, die Antheridien mit *A* bezeichnet.

Die Zahlen I, II, III, IV etc. geben, wo nicht ein anderer Bezeichnungsvorgang ausdrücklich bemerkt ist, die genetische Folge der Segmente an; ebenso die Zahlen 1, 2, 3, 4 etc. die genetische Aufeinanderfolge der Wände.

Tafel XI.

Fig. 1. Ein Sprossende in Bauchansicht, um die Vertheilung und Lage der Auszweigungen (*Sp*) zu zeigen. Schematisirt und schwach vergrössert.

Fig. 2 (350). Vegetationsspitze mit den sie umhüllenden Blättern in Bauchansicht.

Fig. 3 *A* (540). Eine Vegetationsspitze in Bauchansicht. Die Einstellungsebene liegt in der Oberfläche der bauchständigen Segmente.

Fig. 3 *B*. Die frühere Figur in schematischer Darstellung (Text pag. 18).

Fig. 3 *C*. Ebenso: doch erscheint die Bauchansicht mit der Spitzenansicht combinirt, um das Ineinandergreifen der Segmente auf der Rückenfläche der Vegetationsspitze zu zeigen.

Fig. 4 (540). Ein Vegetationsscheitel in Spitzenansicht. Vor dem ältesten Blatte erscheint der Durchschnitt eines jungen Antheridiums *A*.

Fig. 5. Schematische Darstellung, um die Betheiligung der Halbirungswände *h* bei der Bildung der Rindenzellen zu zeigen (Text pag. 21).

Fig. 6 (350). Ansicht wie in Fig. 4.

Fig. 7 (350). Längsansicht einer Vegetationsspitze. Die Segmente der (linksgelegenen) bauchständigen Reihe erscheinen im medianen Längsschnitt.

Fig. 8 }
Fig. 9 } (350). Ansichten wie in Fig. 3 *A*. (Text pag. 18).

Fig 10 *A* (350). Drei Segmente einer seitenständigen Reihe im medianen Längsschnitt. Am Grunde des dem mittleren Segmente angehörigen Blattes eine Sprossanlage *Sp*. Dieses Segment erstreckt sich grundwärts bis *x*.

Fig. 10 *B* (350). Dasselbe Präparat, um 90° gedreht: die Segmente erscheinen hier von aussen und von der Fläche gesehen. An der Sprossanlage sieht man schon zwei Segmente angelegt.

Tafel XII.

Fig. 1 (350). Verschiedene Ansichten der Endknospe. Die römischen Zahlen bezeichnen hier die Altersfolge der seitenständigen Segmente (und Blätter).

Fig. 1 *A*. Das Präparat in Bauchansicht; die Einstellung auf die Oberfläche der Blätter I und II.

Fig. 1 *B*. Das Präparat in derselben Lage. Die Einstellungsebene liegt etwas unter der Oberfläche der bauchständigen Segmente.

Fig. 1 *C*. Spitzenansicht des Präparates. Das vor dem Blatte II im Durchschnitte gezeichnete Antheridium wurde natürlich erst bei tieferer Einstellung gesehen; es wurde jedoch in dieser Ansicht punktirt angedeutet, um seine Lage gegen die Blatthälften anzugeben.

Fig. 1 *D*. Etwas tiefere Einstellung. Der optische Querschnitt geht durch den Grund des Segmentes V und durch den akroskopen Theil des Segmentes IV.

Fig. 1 *E*. Längsansicht von der Rückenseite. Die Einstellungsebene liegt etwas unter der Stammoberfläche.

Fig. 1 *F*. Queransicht bei noch tieferer Einstellung als Fig. 1 *D*. Das Präparat wurde vom Grunde gesehen und gezeichnet; die Zeichnung dann mittelst Durchzeichnens umgekehrt.

Fig. 2. (350). Querschnitt durch eine Endknospe. Er legt die Mutterzelle eines Antheridiums (*A*) bloss. Der Entwicklungszustand entspricht ungefähr dem in Fig. 1 *F* dargestellten.

Fig. 3 *A*. (350). Ein ähnlicher Querschnitt, vom Grunde gesehen. Im rechtsgelegenen Segmente entspringt aus dessen rückenständiger Hälfte ein Antheridium; aus der bauchständigen eine Sprossanlage.

Fig. 3 *B*. Derselbe Querschnitt in schematischer Darstellung, um die Mutterzellen des Antheridiums und des Sprosses, *Am.* und *Spm.* in Bezug auf ihre Abstammung hervorzuheben.

Fig. 4 (350). Ein Querschnitt von der Spitze gesehen. Er stellt einen zwischen den in Fig. 1 *D* und 1 *F* dargestellten mittleren Entwicklungszustand dar, indem von den durch die Tangentialwände *h*, *g* und *p* abgeschnittenen drei inneren Zellen, erst die beiden den seitenständigen Segmenten angehörigen einmal getheilt erscheinen.

Fig. 5 (350). Ein ähnlicher etwas weiter entwickelter (aber jüngerer als in Fig. 1 *F*) Querschnitt, mit einer Sprossanlage.

Fig. 6 (350). Eine Vegetationsspitze; *A* vom Grunde gesehen, *B* in Bauchansicht.

(In den Figuren 1 *F*, 2, 3 *A*, 5, 6 *A* wurden die drei der Begrenzung der Segmente entsprechenden Linien etwas stärker gezeichnet.)

Tafel XIII.

Fig. 1 *A* (350). Eine Vegetationsspitze in Bauchansicht.

Fig. 1 *B*. Das in der früheren Figur links gelegene Segment (und Blatt) von der Fläche und von aussen gesehen. Die Wände 1 entsprechen den Wänden *c* der früheren Figur; die übrigen sich entsprechenden tragen die gleiche Bezifferung. *O* Ober-, *U* Unterlappen des Blattes.

Fig. 2 (350). Ein junger Oberlappen in Flächenansicht. Die Bezifferung der Wände entspricht der der früheren Figur; dies ist auch in den folgenden Figuren der Fall.

Fig. 3 (350). Ein etwas weiter entwickelter Blattoberlappen.

Fig. 4 (350). Spitze eines Blattunterlappens, mit der durch die Wand 4 (vergl. Fig. 1 *B*) abgeschnittenen Papille.

Fig. 5 (350). Oberer Theil eines weiter entwickelten Oberlappens. Hier und in den folgenden Figuren sind die Hauptwände der Segmente etwas stärker gezeichnet.

Fig. 6 (350). Zwei Oberlappen vor der Fläche gesehen. Hinter dem rechtsgelegenen sicht der dazugehörige Unterlappen und eine demselben Segmente angehörige Sprossanlage hervor.

Fig. 7 (350). Ein Blatt mit seinen beiden in eine Ebene gelegten Lappen.

Fig. 8 (350). Ansicht wie in Fig. 6. Der rechts gelegene Oberlappen zeigt nur seinen Seitenrand.

Fig. 9 (350). Ein Oberlappen in Flächenansicht.
(Für die Figuren 1—9 vergleiche man den Text pag. 25.)

Fig. 10 *A* (350). Eine Vegetationsspitze in Bauchansicht.

Fig. 10 *B* (540). Das Segment I der früheren Figuren von aussen und von der Fläche gesehen. *R* bezeichnet den rückenständigen, *B* den bauchständigen Seitenrand des Segmentes. (Man vergleiche die schematische Figur 5 der Taf. XI.)

Fig. 10 *C* (540). Das Segment II in derselben Ansicht.

Fig. 11. Schematische Darstellung, zur Vergleichung des verschiedenen Verhaltens der Rindentheile der Segmente bei deren Längsstreckung bei *Fontinalis* (*A*) und *Radula* (*B*). 1. Die Segmente vor, 2. dieselben nach der Streckung. (Vergl. Text pag. 38.)

Fig. 12. Schematische Darstellung der durch die Streckung des Segmentes bedingten Veränderungen an dessen Aussenfläche. (Vergl. Text pag. 30.)

Fig. 13 (350). Isolirte Brutknospe.

Fig. 14 (350). Eine solche in ihrer Verbindung mit dem Blattrande.

Tafel XIV.

Fig. 1 (140). Junge Inflorescenz mit den beiden Hüllblättern in Bauchansicht. Man sieht durch die beiden Blattunterlappen auf das Perianthium (*P*) und die Archegonien, die nach ihrer Entwicklungsfolge mit 1, 2, 3, 4 bezeichnet sind. In der Achsel des älteren Hüllblattes steht ein Antheridium (*A*).

Fig. 2 *A* (350). Bauchansicht eines Sprossendes, an dem die Bildung der Archegonien beginnt. Die Zahlen 1, 2, etc. bezeichnen hier die Altersfolge der seitenständigen Segmente. Im Segmente IV ist das erste Archegonium und das Perianthium angelegt, das Segment V zeigt noch keine Veränderung. *e* ist die akroskope Hauptwand des jüngsten bauchständigen Segmentes. (Vergl. Text pag. 47.)

Fig. 2 *B* (350). Dasselbe Präparat in Spitzenansicht. Die Bezeichnung entspricht der früheren Figur. *z* Spitzenpapille des Unterlappens.

Fig. 2 *C* (350). Das Segment IV von aussen und von der Fläche gesehen. *B* ist der der Bauchseite, *R* der der Rückseite zugekehrte Seitenrand.

Fig. 3 (350). Ein ähnliches, aber etwas weiter entwickeltes Präparat in verschiedenen Ansichten. Die Zahlen I, II, III etc. geben hier wieder die genetische Folge der Segmente an. Die Segmente I und III bilden die Hüllblätter, die Segmente IV und VI und die Scheitelzelle *v* wachsen zu Archegonien aus. In den Segmenten IV und VI ist das Perianthium angelegt. *e* ist die akroskope Hauptwand des (bauchständigen) Segmentes V.

Fig. 3 *A*. Das Präparat in Bauchansicht. Einstellung auf die Oberfläche der Segmente IV, V und VI.

Fig. 3 *B*. Längsansicht des Präparates von der Rückenseite aus. Die Einstellungsebene trifft die Segmente IV und I nahe deren Medianen.

Fig. 3 *C*. Das Präparat gegen Fig. 3 *A* so gedreht, dass die bauchständigen Segmente etwas nach der linken Seite gerückt erscheinen, und das Segment VI seine Fläche mehr zuwendet, das Segment IV aber abkehrt.

Fig. 3 *D*. Spitzenansicht desselben Präparates.

Fig. 3 *E*. Das Segment IV von aussen und von der Fläche gesehen.

Fig. 3 *F*. Das Segment VI in derselben Ansicht.

Fig. 3 *G*. Schematische Darstellung der Lagerung der Segmente I—VI in Horizontalprojection.

Fig. 4 (350). Ein Blattoberlappen von aussen und von der Fläche gesehen, aus dem drittjüngsten Segmentumlaufe. Man sieht durch seine Fläche auf die Anlage eines Antheridiums.

Fig. 5 (230). Querschnitt durch eine Inflorescenz. Die Archegonien 1 und 2 sind durch den Schnitt abgetrennt; an der Basis des ersten entspringt das Archegonium 4 (vergl. Fig. 1). *P. Perianthium*, B^I, B^{II} Hüllblätter.

Fig. 6 (350). Junge Inflorescenz im axilen Längsschnitt. 1, 2, 3 die drei ersten Archegonien nach ihrer Altersfolge. *P* das Perianthium. Im Archegonium 1 und 2 ist schon die Zelle, aus der der Körper des Archegoniums sich bildet, abgeschnitten.

Fig. 7 *A* (350). Präparat, ähnlich dem der früheren Figur in Bauchansicht. Einstellung auf die Oberfläche des jüngsten bauchständigen Segmentes *m*.

Fig. 7 *B* (350). Das Archegonium 1 in Spitzenansicht.

Fig. 8.
Fig. 9.
Fig. 10. } Junge Antheridien in Oberflächenansicht.

Fig. 11 *A* (350). Junges Antheridium im axilen Längsschnitte.

Fig. 11 *B* (350). Dasselbe Antheridium, um 90° gedreht.

Fig. 12 *A* (350). Junges Antheridium in Spitzenansicht.

Fig. 12 *B* (350). Dasselbe, bei tieferer Einstellung.

Fig. 13 *A* (350). Antheridium in Oberflächenansicht. Entwicklungszustand, dem Schema der Fig. 17 entsprechend.

Fig. 13 *B*. (350). Dasselbe Antheridium, etwas nach rechts gedreht.

Fig. 14 (350). Junges Antheridium im Querschnitte.

Fig. 15 (350). Junges Antheridium im axilen Längsschnitt. (Vergl. Text pag. 43.)

Fig. 16 (350). Ansicht wie in der früheren Figur; einen abnormen Theilungsvorgang darstellend. (Vergl. Text pag. 43.)

Fig. 17. Entwicklungsschema eines Antheridiums.

Fig. 18 (350). Junges Archegonium im axilen Längsschnitte.

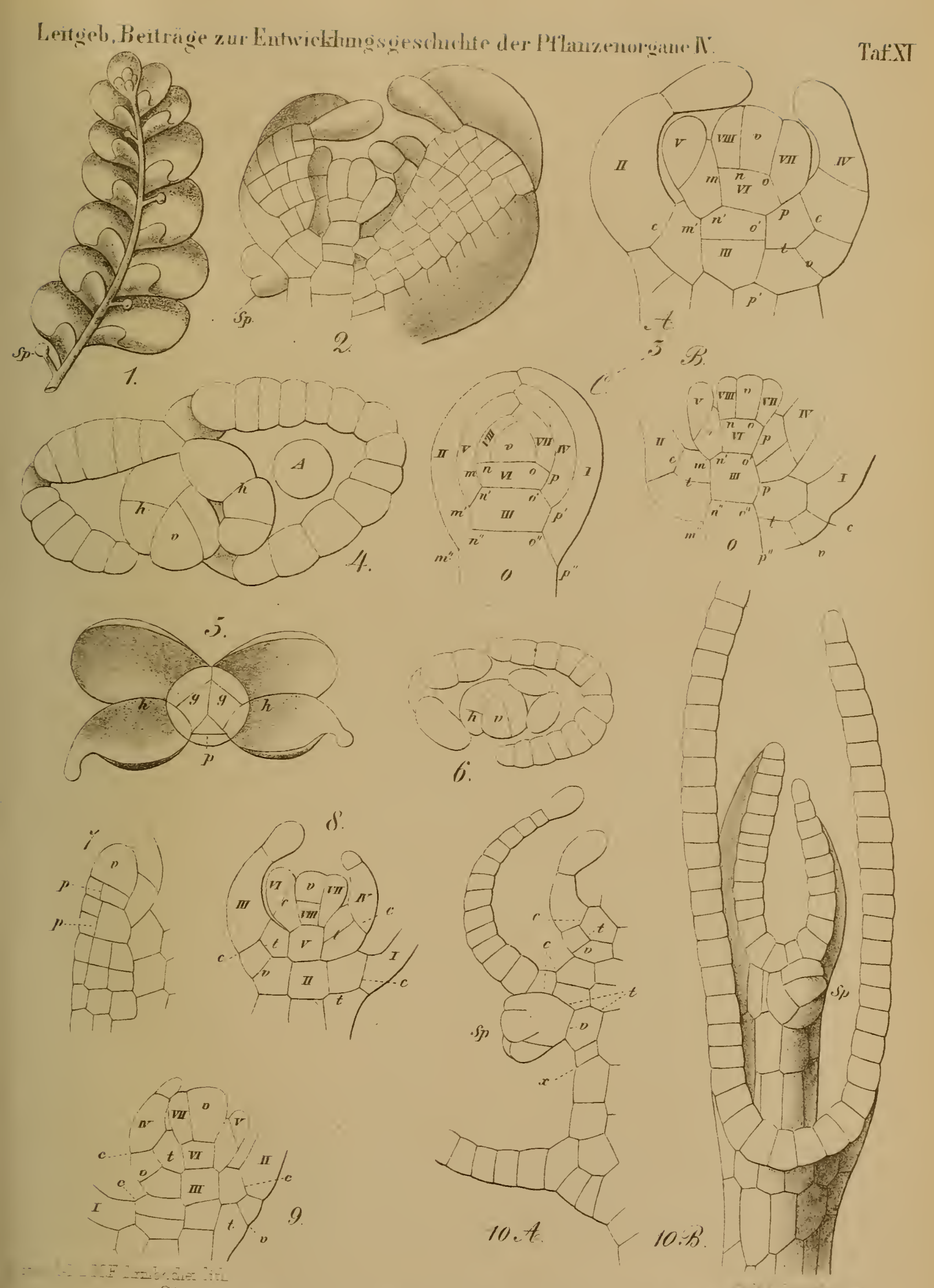
Fig. 19 (350). Junges Archegonium in Spitzenansicht.

Fig. 20 (350). Querschnitt eines halb erwachsenen Archegoniums. (Es ist dies ein Ausnahmsfall. In der Regel beobachtet man 6 peripherische Zellen.)

Fig. 21 (350). Ein halberwachsenes Archegonium im axilen Längsschnitte.

Fig. 22. Ebengelegte Oberfläche eines Archegoniums von dem in Fig. 23 dargestellten Entwicklungszustande.

Fig. 23. Entwicklungsschema eines Archegoniums.


1.
2.
3 A
B
C
4.
5.
6.
7
8.
9.
10 A.
10 B.

